N° D'ORDRE

17

THÈSES

présentées à la Faculté des Sciences de Besançon

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ (Mention Sciences)

PAR

D. GAGEY

Répétitrice aux Cours Secondaires de Dole

Licenciée ès-Sciences

PREMIÈRE THÈSE : *Contribution à l'étude des tanins végétaux. Nature. Répartition. Migration.*

DEUXIÈME THÈSE : *Propositions données par la Faculté.*

Soutenues le 12 Novembre 1936 devant la Commission d'examen

MM. EBERHARDT..... *Président*

CASTERAS..... } *Examinateurs*

VÉCHOT..... }

BESANÇON

La Solidarité, Imprimerie Coopérative Ouvrière

6 et 8, Rue Gambetta, 6 et 8

—

1936

Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41546501_0060

N° D'ORDRE

17

THÈSES

présentées à la Faculté des Sciences de Besançon

pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ (Mention Sciences)

PAR

D. GAGEY

Répétitrice aux Cours Secondaires de Dole

Licenciée ès-Sciences

PREMIÈRE THÈSE : *Contribution à l'étude des tanins végétaux. Nature. Répartition. Migration.*

DEUXIÈME THÈSE : *Propositions données par la Faculté.*

Soutenues le Novembre 1936 devant la Commission d'examen

MM. EBERHARDT..... *Président*

CASTERAS..... } *Examinateurs*

VÉCHOT..... }

BESANÇON

LA SOLIDARITÉ, IMPRIMERIE COOPÉRATIVE OUVRIÈRE

6 et 8, Rue Gambetta, 6 et 8

—

1936

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

UNIVERSITÉ DE BESANÇON

FACULTÉ DES SCIENCES

Doyen

M. Tourneux.

Assesseur

M. Marceau.

Professeurs

MM. Baillaud (✻, ⁂ I.) Astronomie.
Bachelier (⁂ I.), Calcul différentiel et intégral.
Haag (✻, ⁂ I.), Mécanique rationnelle et appliquée.
Trillat (⁂ A.), Physique.
Tourneux (⚷, ⚗, ⁂ I.), Chimie générale.
Joannis (⁂ I.), Chimie appliquée.
Castéras (⁂ I.), Géologie et Minéralogie.
Marceau (✻, ⁂ I.), Zoologie.
Eberhardt (✻, ⁂ I., C. ❁), Botanique générale.
Granier (⁂ I.), Chronométrie.

Secrétaire des Facultés : M. Seignier (⁂ I.).

A mon Maître

M. Ph. EBERHARDT

Professeur de Botanique générale
a la Faculté des Sciences de Besançon

Hommage de profonde
et respectueuse reconnaissance

A LA MÉMOIRE DE MON PÈRE

A MA MÈRE

En témoignage de grande affection

INTRODUCTION

Avant d'exposer les résultats du travail entrepris, je dois remercier M. Eberhardt et lui exprimer toute ma reconnaissance pour la bienveillante hospitalité, les facilités de travail qu'il m'a accordées à l'Institut Botanique et les précieux conseils qu'il m'a donnés depuis que j'ai entrepris mes recherches.

Un premier travail fut la mise au point de la question en l'état actuel de nos connaissances. Il nous oblige à constater, à travers de très nombreux mémoires que l'on est en présence d'une question extrêmement complexe; des conclusions opposées ont été tirées des observations de nombreux auteurs, surtout au point de vue du rôle de ce corps considéré par les uns comme substance de déchet, par les autres comme substance de réserve. Ce sont surtout des observations physiologiques qui ont été l'objet des recherches des savants sur ce sujet dans ces dernières années.

J'ai d'abord porté mes efforts sur l'étude de ce qui se passait dans la feuille, mais j'ai vite reconnu que pour avoir une idée d'ensemble du rôle joué par le tanin dans le végétal, il fallait le rechercher dans tous les organes de celui-ci, voir sous quelle forme on l'y trouvait, comment il s'y localisait, d'où il venait, ce qu'il devenait, etc... Aussi, me suis-je attachée surtout à étudier la question au point de vue histologique. L'examen de très nombreuses préparations de divers organes végétaux de familles et de genres très variés m'ont permis d'émettre quelques considérations que l'on trouvera plus loin.

Je dois encore exprimer à M. Hillier tous mes remerciements pour l'intérêt qu'il a pris à mon travail et l'aide précieuse qu'il m'a si obligeamment apportée dans la correction des épreuves.

Ire PARTIE

PRÉLIMINAIRES -- GÉNÉRALITÉS SUR LES TANINS

On désigne sous le nom de tanins un ensemble de substances organiques dans lesquelles existe toujours un noyau phénolique (pyrogallol ou pyrocathéchine). Ces substances présentent un grand nombre de propriétés communes. Leur saveur est astringente. Elles sont solubles dans l'eau, l'alcool et l'acétone, leur solution aqueuse est colloïdale. De nombreux sels métalliques donnent avec ces composés d'intéressantes réactions de coloration et de précipitation : précipité brun avec le bichromate de potassium, en présence des sels de fer on obtient une coloration bleu foncé lorsque le tanin considéré est à base de pyrogallol, verte si le tanin est dérivé de la pyrocathéchine. Ils coagulent et rendent imputrescibles les protéines, d'où leur emploi dans la fabrication du cuir. Ils précipitent les alcaloïdes.

C'est en se basant sur la double coloration de ces corps avec les sels de fer que Freudenberg, en 1922, donna la classification la plus rationnelle de toutes celles élaborées jusqu'à présent.

I. — Les tanins hydrolisables

Ils s'hydrolysent soit par l'action des acides étendus à chaud (200°-300°), soit sous l'influence de la tannase de l'*Aspergillus niger*.

Des atomes d'oxygène relient les noyaux benzéniques contenus dans leur molécule à des groupements plus volumineux.

Il y a lieu de distinguer dans ce groupe :

1° *Les tanins glucosidiques* résultant de la condensation d'acides phénoliques avec des alcools polyatomiques à chaîne droite, exemple : acide gallotanique;

2° *Les depsides*, combinaisons d'acides phénoliques éthérifiés mutuellement ou par des acides organiques divers, exemple : acide digallique;

3° *Les tanins ellagiques* renferment de l'acide ellagique en combinaison non définie avec des sucres et peut-être aussi avec des acides phénolcarboniques.

II. — Tanins condensés ou phlobatanins

Les sels de fer les colorent en vert; il sont précipités par l'eau de brome, qui est sans action sur les tanins du premier groupe.

Les oxydants ou les acides énergiques donnent avec ces composés un précipité rouge de phlobaphène très caractéristique. Les diastases n'agissent pas sur ces tanins. Leur nature chimique est encore inconnue, toutefois on sait que les *noyaux phénoliques sont réunis les uns aux autres directement par le carbone.*

On distingue :

1° *Les oxycétones* aromatiques : oxybenzophénone;

2° *Les cathéchines* (maclurine), combinaisons de phloroglucine et de pyrocathéchine soudées par trois atomes de carbone.

Les cathéchines, par condensation moléculaire, donnent les phlobatanins.

Cette classification nous permet d'entrevoir la grande diversité des corps qui nous intéressent; ces différentes variétés peuvent exister dans une même plante, même la nature des composés peut varier beaucoup en passant d'un organe à un autre. Il est fort rare de rencontrer une seule sorte de tanin dans un même végétal.

Les données sur la répartition des tanins dans le règne végétal sont nombreuses et assez complètes.

Le tanin apparaît dans tous les groupes de végétaux.

Toutefois, il est plus répandu chez les dicotylédones que chez les monocotylédones et les cryptogames, plus abondant chez les plantes ligneuses que chez les plantes annuelles. Certaines familles : Cupulifères, Rosacées, Salicinées, Oléacées, en renferment beaucoup, alors que d'autres en sont plus ou moins dépourvues : Cactées, Solanées, Malvacées.

Il semble que les mycéliums de champignons contiennent des composés tanniques. La plupart des algues en renferment.

Les tanins des Bryophytes sont mal connus.

Il n'y a pas d'organe végétal où la présence du tanin n'ait été signalée.

Il est très répandu dans les feuilles et les tiges.

L'astringence des fruits avant leur maturité semble due à sa présence. Les galles en sont très riches; les graines en contiennent peu.

Les principes tanniques se rencontrent dans tous les tissus, toutefois, il semble avoir été signalé rarement dans le liber, ce qui me paraît d'ailleurs peu justifié, car au cours de mes recherches j'ai toujours remarqué que ce tissu en était abondamment pourvu.

La présence du tanin a été signalée dans les cellules reproductrices. Il est principalement localisé dans les cellules parenchymateuses actives. Les cellules mortes n'en présentent que rarement, on pourrait dire jamais.

Dans la cellule vivante, le tanin est localisé dans le suc cellulaire. Il peut se présenter sous toutes les formes possibles : en solution, granulé, amorphe, cristalloïdique.

Lloyd lui attribue deux formes bien distinctes :

1° En solution dans le suc cellulaire;

2° Sous forme d'un complexe tannique en combinaison d'absorption avec une substance ternaire, soit de nature cellulosique, soit voisine des mucilages.

La quantité de tanin qui se trouve dans un organe considéré subit des variations lorsque les phénomènes chimiques dont la cellule est le siège sont modifiés sous l'influence de facteurs externes ou internes : âge, composition du sol, variations saisonnières...

Ce dernier facteur, particulièrement intéressant, a fait émettre des hypothèses contradictoires. Certains auteurs constatent un maximum au printemps, d'autres un minimum.

III. — Quelle est l'origine des tanins ?

Là encore, les avis son partagés. Pour le plus grand nombre des auteurs, les tanins dérivent des hydrates de carbone et sont en étroit rapport avec l'assimilation chlorophyllienne. Quelques auteurs recherchent leur origine dans les substances protidiques. Cependant, l'origine glucidique semble recueillir la majorité des suffrages. Un fait certain, c'est que la présence des matières hydrocarbonées est indispensable à l'élaboration de ces substances.

Michel Durand, qui a étudié l'influence de la lumière sur la formation de ces corps, nous montre qu'ils peuvent prendre naissance à l'obscurité, à condition que la plante considérée renferme des matières hydrocarbonées. Dans ces derniers travaux, cet auteur semble se prononcer en faveur de l'origine glucidique des tanins.

Plusieurs hypothèses ont été émises pour expliquer la *formation de ces substances :*

1° Hypothèse de Crate : La formaldéhyde se condenserait en chaîne fermée pour donner de l'inosite qui, par déshydratation, donnerait les polyphénols.

Si le milieu était fortement réducteur, l'inosite se transformerait en quercite, qui donnerait de la pyrocathéchine, puis de l'acide protocatéchique et, finalement, des tanins condensés.

2° Hypothèse d'Euler : Repose sur l'hypothèse des substances humiques;

3° Hypothèse de Waage :

a) Formation des noyaux phénoliques, transformation du glucose en polyphénols;

b) Passage des polyphénols aux tanins; ces composés phénoliques se combinent à des hydrates de carbone ou aux alcools correspondants (tanins hydrolysables) ou entre eux (tanins condensés).

IV. — Quel est le rôle physiologique des tanins ?

Certains auteurs s'accordent à les considérer comme des substances utiles, d'autres des déchets, d'autres enfin, plus conciliants, admettent les deux théories.

En faveur de la première hypothèse on invoque la présence du tanin dans les tissus jeunes en pleine activité physiologique. Cet avis apparaît d'ailleurs comme fort discutable, car ce métabolisme intense entraîne justement la formation d'abondants déchets.

Les tanins semblent accroître l'intensité respiratoire lors de la maturation des fruits. Ils seraient brûlés par oxydation directe.

Les composés tanniques apparaissent comme étant en relation avec l'édification des membranes.

On a constaté la présence du tanin dans les cellules qui se conjugent pour donner naissance à l'œuf dans la Spirogyre et dès que la membrane caractéristique de celui-ci est formée le tanin disparaît. De même, dans la division cellulaire, les composés tanniques font défaut dès que la membrane pecto cellulosique est élaborée.

Le tanin a été considéré comme matériel d'édification des cellules du bois.

Voyons maintenant quelles sont les raisons qui plaident en faveur de l'hypothèse du tanin déchet.

Il est toxique pour le protoplasma, qu'il coagule; apparition des substances tanniques pendant la germination des graines n'en contenant pas à l'état statique et où elles demeurent indifférentes aux transformations rapides que subissent les matières de réserves. Certains auteurs les ont assimilés à des produits d'excrétion. On a cru à une étroite parenté entre les tanins et les pigments anthocyaniques, mais Guillermond, récemment, vient de montrer qu'ils ne jouent aucun rôle dans la genèse de ces corps.

Aucun fait invoqué en faveur de l'opinion assimilant les tanins à des produits utilisables ou, au contraire, à des substances de déchets n'échappe à la critique.

Le tanin présente à un haut degré le pouvoir antioxygène,

ce qui autorise à le considérer comme un stabilisateur de l'énergie chimique dans la cellule végétale. Toutefois, le problème reste entier pour les méristèmes en activité, où le rôle antioxygène ne peut être invoqué.

HISTORIQUE

La présence du tanin chez les végétaux a été signalée depuis longtemps et de nombreuses études ont été entreprises à ce sujet, tant au point de vue de la répartition dans les différents organes de la plante qu'au point de vue du rôle qu'il joue dans l'organisme végétal.

Les recherches effectuées jusqu'en 1881 peuvent se diviser en deux parties :

1° Les unes, purement anatomiques, ont porté sur les réactions microchimiques du tanin, les formes diverses qu'il peut présenter;

2° Les autres, poursuivies aux diverses phases de l'évolution végétative, autorisent quelques déductions physiologiques.

Dès 1812, Vauquelin signale la présence des composés tanniques dans tous les organes du Maronnier d'Inde.

Payen remarque, en 1834, que les plantes dont les racines plongent dans les solutions tanniques meurent rapidement.

D'après Bock (1851), le rhizome d'*Aspidium filix mas* renferme 10 % de principes tanniques.

En 1852, Strecker met en évidence le tanin de la galle de chêne. Le tanin, pour lui, est un équivalent de l'amidon.

Karsten (1857), Schleiden (1861), Wigand (1862), Schell (1874), Meyer H. (1894), considèrent que le tanin existe simplement *en solution.*

Buignet, en 1860, assimile le tanin à un aliment respiratoire, il y aurait transformation du tanin en sucres, puis combustion de ces derniers.

Hartig constate (1861) que le tanin du chêne est localisé sous *forme solide* dans les cellules correspondant à celles qui, chez d'autres plantes, servent à emmagasiner des matières de réserves granuleuses.

Vers la même époque (1862), Wigand observe la répartition du tanin dans les diverses cellules et l'évolution de cette substance aux âges successifs de l'organisme végétal; c'est dans l'état cambial que le tanin est surtout abondant; plus tard, il peut présenter, dans certaines cellules (liber et bois), des phases alternatives d'augmentation et de diminution en rapport avec les saisons. *Le maximum du contenu tannique d'une cellule s'observe au printemps et en été,* c'est-à-dire à *l'époque de la végétation,* et le *minimum* en hiver, c'est-à-dire dans la *saison de repos.* Il attribue nettement au tanin *le rôle de substance assimilable* et pendant la période de repos végétatif le tanin constituerait une partie essentielle des matières colorantes bleues et rouges.

Sachs (1862) obtient des résultats tout opposés en effectuant des recherches sur la germination du dattier.

Le tanin, faisant défaut dans les tissus de la graine, apparaît dès le début de la germination et demeure indifférent aux causes du développement ultérieur dans les éléments où il s'est formé (voisinage des faisceaux et de l'épiderme), à l'inverse des matériaux de nutrition; d'après cet auteur, le tanin est *un produit d'excrétion.*

Pour M. Sanio (1863), le tanin serait toujours à l'état liquide dans les cellules. Les cellules privées de vie n'en présentent aucune trace.

Trécul, en 1865, examine les familles : légumineuses et rosacées. Certaines espèces de légumineuses renferment du tanin, d'autres pas. Le tanin est localisé soit dans l'écorce, soit dans la moëlle, où il peut être réparti dans les deux à la fois. Il constate que les cellules à tanin sont souvent plus allongées que leurs voisises, et superposées en files longitudinales, dont les cavités sont rarement confondues en tubes. Quant aux rosacées, elles offrent leur tanin soit dans les cellules en files, soit dans des cellules isolées.

Certaines plantes ont du tanin dans les tissus de leurs rameaux, sauf dans la couche subéreuse; d'autres plantes le montre localisé dans l'écorce et la moëlle.

Rochleder (1866) assimile l'acide esculitannique au groupe des phlobatanins.

Dietrich range l'acide castaneatannique dans la catégorie

des composés tanniques qui se colorent en vert par les sels de fer.

Hlavitz, en 1867, souligne les relations d'ordre anatomique très fréquentes qui se manifestent entre les principes tanniques et résiniques.

Trécul donne une répartition anatomique des composés tanniques dans de nombreuses espèces de fougères en 1868. Il distingue le « tanin insoluble dans l'alcool ».

En 1871, Vogl constate, dans le suc cellulaire desséché, la présence de « gerbstoffmasses » qui donnent à la fois les colorations de l'amidon et celles des tanins.

Après l'examen de plus de 600 espèces, Schell (1874) trouve le tanin aussi répandu que le sucre dans les végétaux. Il le considère comme un *résidu de la nutrition* et un *élément formateur de cellules.*

Voelker donne, en 1876, une analyse complète des tubercules, dans lesquels il signale la présence de 23 % de tanin.

D'après Oser (1876), les jeunes pousses de printemps renferment moins de tanin que les pousses plus âgées.

Rauwenhoff (1878) signale dans les rameaux étiolés de *Rosa centifolia* et de *Vicia faba* une forme de tanin différente du rameau normal. Il considère le tanin comme un *corps inerte.*

Hartig (1878) effectue des recherches qui confirment ces premières conclusions. Le tanin *est une matière de réserve.*

Hampel montre, dans un plant de *Salix fragilis,* que l'écorce est d'autant plus pauvre en tanin qu'elle se trouve placée plus près du sommet de l'arbre.

Les analyses de Eitner (1876) montrent que les écorces d'hiver de chêne, prélevées avant l'éclosion des bourgeons, seraient les plus riches en tanin.

En 1880, Macagno, étudiant le sumac, constate qu'à mesure que la plante vieillit le tanin diminue.

En chauffant à l'ébullition l'acide gallique avec l'acide arsenique, Schiff (1880) obtient l'éther, sel correspondant ou acide digallique.

Naegeli considère le tanin à l'état dissous et à l'état huileux.

Jusqu'en 1880, les données physiologiques reposant sur des preuves indirectes ou insuffisantes prêtent à discussion.

1° Le tanin est un équivalent des principes assimilés sus-

ceptibles d'un emploi ultérieur, dans les phénomènes d'accroissement ou de production nouvelle;

2° Le tanin est un déchet des phénomènes chimiques de la vie.

Rauwenhoff le considère comme un corps inerte.

Sachs, comme une matière de déchet.

Hartig et Wigand, comme une matière de réserve.

Schell, à la fois comme résidu et élément actif.

L'année suivante, en 1881, M. Charbonnel-Salle entreprend ses recherches. Il se propose de résoudre les questions suivantes :

1° Quelles sont les conditions vitales qui favorisent ou empêchent la production des tanins dans les tissus de la plante ?

2° Quel est l'emploi ultérieur de ces substances aux diverses phases de la végétation ?

Est-il un résidu excrémentiel, un *caput mortuum* des réactions chimiques de la vie ou bien peut-il jouer au même titre que l'amidon le rôle de réserve nutritive ?

Il étudie la distribution et la structure des cellules tannifères dans un nombre restreint d'espèces, puis il fait varier les conditions extérieures d'existence.

Les expériences nombreuses ont amené M. Charbonnel-Salle aux conclusions suivantes :

« Dans tous les cas, le tanin reste étranger aux phénomènes de destruction et de création dont la plante est le siège. Le tanin est *un déchet*, une *substance excrémentielle*. Malgré tout, il est possible qu'il joue *un rôle dans quelques actes secondaires de la vie végétale*, par exemple participer à la formation des grains de chlorophylle. »

A partir de 1882, les recherches peuvent se répartir de la façon suivante :

1° Recherches anatomiques;

2° Recherches ayant trait au rôle physiologique;

3° Recherches sur les colorations des plantes;

4° Recherches sur la maturation des fruits.

Pick (1883), Overton (1899), Mirande (1907), Miss Wheldale

(1909), admettent une étroite relation entre l'existence de l'anthocyane et l'accumulation entre les cellules où le pigment apparaît, des tannoïdes, des sucres et des oxydases.

De Vries (1885), Pfeffer (1886), Van Wisselingh (1910), trouvent du tanin dans les cellules reproductrices d'un grand nombre d'algues vertes.

Westermaier (1887), Bokorny (1897), considèrent les tanins comme des substances intermédiaires produites par l'assimilation chlorophyllienne et qui prennent part à la synthèse des substances protéiques.

Moller (1886), Kraus (1889), pensent que la production des substances tanniques est étroitement liée à la synthèse chlorophyllienne.

Moller (1888), Schulz (1888), assimilent le tanin à un équivalent de l'amidon, *substance de réserve.*

Busgen (1889) sur des feuilles ; Van Wisselingh (1913) sur des algues vertes, et Michel Durand (1925) sur des graines en germination, montrent que les végétaux placés dans l'obscurité élaborent du tanin à condition d'avoir à leur disposition des substances hydrocarbonées.

Procter (1889) fait une série d'essais systématiques pour déterminer la solubilité des composés tanniques dans des solvants variés.

En 1890, Waage émet une hypothèse pour expliquer la formation des tanins :

1° *Formation des noyaux phénoliques*

La déshydration complète du glucose aboutit à la phluoglucine qui, sous l'action de CO^2 naissant, se transformerait en phloroglucine carbonique.

2° *Passage des polyphénols aux tanins*

Les composés phénoliques se combinent à des hydrates de carbone ou à des hydrates correspondants pour donner les tanins hydrolysables ou entre eux pour donner des tanins condensés.

Aschoff établit, en 1890, que dans *Spirogyra* et *Phaseolus multiflorus* la formation du tanin est entravée par l'absence de l'ion chlore.

Glau (1892), Grafe (1906), Heix (1889), Gauthier (1892), montrent l'étroite parenté chimique des composés tanniques et anthocyaniques.

Mesnard (1892) conclut que le dégagement du parfum de la fleur est en rapport inverse avec la production du tanin et des pigments de la fleur.

Mielke (1893) considère les tanins comme le matériel d'édification du bois.

Trimble, en 1893, constate par ses analyses un maximum en composés tanniques en juillet.

Neumann (1896) trouve 0,293 % de tanin dans les fructification des Polyporées et 0,005 % dans les Agaricinées.

Walden montre, en 1897, que le tanin naturel est très différent de l'acide digallique de Schiff.

Gerber (1897), en suivant l'évolution des composés tanniques et des échanges gazeux pendant la maturation des pommes et des poires, est amené à conclure que les tanins sont brûlés par oxydation.

Czapeck (1899) signale les réactions des tanins dans les membranes de plusieurs espèces de *Dicranum*.

Hammerle (1902) constate que les composés tanniques s'accumulent dans l'écorce de l'*Acer pseudo-platanus* pendant tout l'été.

Miss Straber (1903), Dekker (1913), Czapeck (1911), Loew (1906), Bokorny (1911), Darwin (1882) et Goris (1903), constatent une résistance des tanins aux réactifs, ce qui les amène à supposer *l'existence d'une substance absorbante*.

Dans les éléments anatomiques en pleine activité, pour Drable et Nierenstein (1906) le tanin se trouve enfermé dans les vacuoles avec toutes les autres substances du suc cellulaire.

Laborde (1908), en chauffant des œnotanins avec de l'acide chlorhydrique, obtient une matière colorante rouge qu'il assimile à la substance colorante des grains de raisins. Dans la suite, il obtient la formation d'un pigment rouge à partir de tous les composés tanniques.

Haberlandt (1909) insiste sur ce fait que dans un grand nombre d'espèces le tanin se trouve au voisinage des faisceaux conducteurs.

Avant la fécondation, d'après Lloyd, toutes les cellules de

l'ovule du palmier-dattier, en particulier celles du sac embryonnaire, contiennent les principes tanniques.

Servettaz (1910), en étudiant les Eléagnées d'une façon très complète, observe le rôle de l'oxalate de chaux et celui des tanins. Il estime que *les deux opinions sur le rôle des tanins ne doivent pas être aussi absolues.* Très souvent la plante abandonne définitivement les tanins : tanins des poils, du liège, du vieux bois, de la moëlle, des feuilles : alors, produits de déchet. Mais dans d'autres cas ils constituent des réserves destinées à être employées ultérieurement par la plante. Il a cru remarquer que les tanins sont surtout abondants en hiver et qu'ils diminuent au printemps; ils seraient utilisés à cette époque.

En 1912, Richter mesure le phénomène qui consiste dans l'arrêt d'activité des feuilles qui jaunissent et qui correspond à une migration des éléments de la plante. Il constate que la migration commence vers le 14 juillet, pour s'achever au 1er novembre; la potasse, la chaux, la magnésie, l'acide phosphorique, mais non la silice, sont rendus à l'arbre; l'azote y retourne rapidement ainsi que les hydrates de carbone et les acides organiques. Le froid prématuré empêcherait cette migration. Wislienus (1910) fait intervenir les substances tanniques dans la lignification des tissus.

Les recherches sur la *Spirogyre* amènent Van Wisselingh (1910) aux conclusions suivantes :

Les cellules qui se conjuguent pour donner l'œuf sont riches en tanin. Dès qu'il est formé avec sa membrane, le tanin disparaît. Dans la division cellulaire, le tanin fait défaut dès que la membrane pectocellulosique est édifiée.

Guillermond (1913) pense que l'anthocyane peut provenir de la transformation des composés phénoliques incolores.

M. G. André, en 1914, étudie le développement du bourgeon chez le châtaignier commun et recherche ce que deviennent les éléments au moment de la chute des feuilles et arrive ainsi à une conclusion qui est en opposition avec celle de Richter, opposition qui, d'ailleurs, n'est qu'apparente étant donné que les feuilles ont été recueillies à des époques différentes.

Goris (1914) signale la présence du tanin dans la racine,

les tiges, les feuilles, les fleurs, les fruits. Il le trouve toujours dans les parenchymes et particulièrement abondant dans l'épiderme, l'endoderme, la zone périmédullaire. Le bois n'en renferme que des traces.

En étudiant les variations des sucres et glucosides au cours de la pigmentation anthocyanique, Rose (1914) conclut que la pigmentation serait sous la dépendance des matières hydrocarbonées.

Lubimenko (1915) attribue la formation des pigments rouges aux deux processus opposés : oxydation et réduction.

Guillermond (1915) soutient aussi ces deux thèses adverses.

Il résulte des travaux de Bernardini sur le bois et l'écorce de châtaignier, de Dominicis (1919), sur l'écorce de cet arbre, que les variations saisonnières des composés tanniques peuvent être de sens différents suivant l'âge des organes considérés.

Griebel et Schaffer (1919) considèrent le tanin sous forme d' « inclusions ».

MM. Eberhardt et Aufrey (1919) publient une note sur les thés de l'Indochine. Ils arrivent à soutenir que le tanin est sinon une matière de réserve, tout au moins un élément qui participe à la vie active du végétal.

En 1920, M. Dangeard recherche l'origine du tanin dans l'épiderme de la feuille d'if. Il continue ses recherches sur la plantule de pin et constate que la continuité est certaine depuis le grain d'aleurone jusqu'à la vacuole tannifiée. Ces recherches font rejeter les résultats de M. Politis (1921), qui considère les corps bruns de la brunissure de la vigne comme des produits de transformation des mitochondries granuleuses.

Cette même année, M. Politis constate que l'excitation parasitaire provoque une grande élaboration de tanin, d'où il suppose que le tanin puisse jouer un rôle de *défense contre l'invasion parasitaire.*

Des expériences de M. André, de M^lle^ Kohler et M. Raoul Combes (1922), il apparaît que le tanin est surtout *une matière de déchet.*

Les travaux de Lloyd (1922) autorisent à penser que le

tanin se présenterait dans la cellule vivante sous deux formes bien distinctes :

1° En solution dans le suc cellulaire combiné, peut-être avec des alcaloïdes (*Spirogyre*) ;

2° Sous la forme d'un complexe tannique en combinaison d'absorption avec une substance ternaire ayant l'aspect physique d'un gel.

Freudenberg, en 1922, donne une classification très rationnelle des composés tanniques :

a) Tanins hydrolysables : tanins glucosidiques, depsides, tanins ellagiques;

b) Tanins condensés ou phlobatanins, oxycétones aromatiques, catéchines.

Morren et Dufraisse (1923) montrent que les tanins possèdent à un haut degré le pouvoir antioxygène.

Picard, en 1924, dans ses recherches sur les sarments de vigne, est amené à faire d'intéressantes constatations sur les différents systèmes de solvants de tanins.

Navassart (1924) établit l'état colloïdal du tanin en présence de l'eau.

Michel Durand (1924) remarque que dans tous les organes végétaux de chêne et de châtaignier, graines, racines, tiges, feuilles, l'acétone n'enlève jamais qu'une fraction plus ou moins grande des principes tanniques. Le fait que ces substances ne sont pas dissoutes en totalité est tout à fait digne de remarque.

Les propriétés de solubilité des tanins ne peuvent expliquer cette particularité, car tous les tanins sont solubles dans l'acétone. Cette anomalie devient d'une interprétation facile à la lumière des faits signalés par Lloyd :

« Si en effet on admet que le tanin existe dans les cellules tannifères en union plus ou moins intime avec une substance mucilagineuse, l'acétone coagulant le contenu des vacuoles des cellules à tanin, le complexe tanin-mucilage se prendrait en masse sous l'influence du réactif et retiendrait énergiquement une partie des principes tanniques. En présence de l'eau bouillante, le coagulum prendrait une consistance mucilagi-

neuse ou se désagrégerait; ce tanin, libéré, passerait en solution dans l'eau. »

Michel Durand (1925) recherche sous quelle forme les tanins existent chez les Spirogyres et arrive à la conclusion suivante :

« Dans les Spirogyres, où les recherches cytologiques et microchimiques ont montré d'une part que le tanin est en solution dans le suc cellulaire, d'autre part l'absence du complexe tanin-mucilage insoluble, je constate que la presque totalité du tanin est enlevé par l'acétone. Les résultats fournis par l'analyse quantitative confirment donc ceux qui ont été obtenus par l'examen cytologique. Les conclusions de la note de l'année précédente sont vérifiées sur une algue verte. »

La même année, Michel Durand étudie l'influence de la lumière sur la formation des tanins; il fait une série d'analyses sur des germinations provenant de fruits riches en tanin (glands de *Quercus pedonculata*) ou n'en renfermant que des traces (*Castanea vesca*). Il conclut : « Les tanins solubles dans l'acétone sont toujours plus abondants dans les organes des végétaux exposés à la lumière et la différence en faveur de ces derniers est surtout sensible pour les organes normalement hypogés, quant aux tanins solubles dans l'eau, la différence d'abord très nette dans les tigelles et racines tend vers zéro dans la tige et change de sens dans les feuilles.

« 1° Les plantes développées dans l'obscurité et provenant de grains ne renfermant que des traces de tanin dans leurs cotylédons élaborent activement les principes tanniques dans tous leurs organes aériens ou souterrains. La condition nécessaire est que les plantes aient à leur disposition des réserves nutritives abondantes;

« 2° En général, les plantes soustraites à l'influence de la lumière sont plus pauvres en tanin que les plantes vertes correspondantes; il convient de souligner que cette influence s'exerce surtout sur les feuilles accumulant les principes tanniques dans leurs tissus lorsque la lumière fait défaut;

« 3° Les conclusions sont encore vérifiées lorsque les cotylédons des graines en germination présentent de grandes quantités de substances tanniques ».

En 1928, Michel Durand continue ses recherches physiologiques sur les composés tanniques.

Il établit d'abord une technique spéciale, très ingénieuse, lui permettant de suivre l'évolution des principes tanniques au cours de la végétation et principalement dans les phases critiques de celle-ci : éclosion des bourgeons, chute des feuilles, germination des graines, développement des tubercules... Le métabolisme intense, dont la plante est le siège à ce moment, est éminemment favorable pour tenter d'élucider l'origine et le rôle des substances étudiées par suite de l'amplitude maxima de leurs variations.

« Partant de ce principe que les substances ayant le même rôle physiologique sont soumises aux mêmes lois de variations, j'ai suivi parallèlement aux tanins l'évolution des substances hydrocarbonées autres que les celluloses et dont les fonctions sont parfaitement connues. J'aurais pu aussi bien accepter, comme terme de comparaison, les substances protéiques, mais l'idée *préconçue de l'origine glucidique* m'a fait opter pour les sucres. Le choix du matériel a été déterminé par la nature des organes, leur structure histologique et la qualité des tanins (tanins pyrogalliques, tanins catéchiques). »

Ses recherches ont porté successivement sur :

1° *Les rameaux* de Maronnier, T. catéchiques; de Châtaignier, T. pyrogalliques;

2° *Les graines* riches en tanins, glands de Chêne, T. pyrogalliques ; pauvres en tanins, Châtaigne comestible, T. pyrogalliques;

3° *Les feuilles* de Châtaignier, T. pyrogalliques; de Maronnier, T. catéchiques; de Peuplier, T. catéchiques;

4° *Les tubercules* de Canaigre, T. catéchiques.

Je ne veux pas reproduire ici une étude détaillée du travail de Michel Durand, je signalerai seulement les conclusions auxquelles il aboutit :

« Il résulte de ces recherches sur les rameaux et sur les feuilles un certain nombre de faits nouveaux relatifs aux substances tanniques :

» *Tanins libres*, qu'ils soient pyrogalliques ou catéchiques, ils évoluent comme des hydrates de carbone à petites molécules, leur *utilisation paraît fort probable*.

» *Tanins combinés*, il y a lieu de distinguer les tanins pyrocatéchiques (Maronnier) et pyrogalliques (Châtaignier).

» Les *tanins absorbés du Maronnier* ne présentent aucune différence essentielle au point de vue de leur évolution avec celle des tanins libres; en plusieurs circonstances, j'ai montré qu'ils peuvent se comporter comme des substances de réserves et émigrer des feuilles vers le rameau pendant le jaunissement automnal. Les tanins *correspondants du Châtaignier* s'accumulant dans les feuilles qui jaunissent, jusqu'au moment de leur chute présentent bien le caractère que certains physiologistes s'accordent à considérer comme le critérium des *substances de déchets*.

» Le tanin absorbé qui s'accumule dans les feuilles jaunes du Châtaignier et le tanin libre de l'écorce du Maronnier semblent avoir une origine protidique. »

En étudiant l'évolution des jeunes plants de Chêne et de Châtaignier, depuis la graine jusqu'à la plante de l'année, Michel Durand constate des différences profondes dans la façon de se comporter des composés tanniques :

« Si l'utilisation des tanins libres du Chêne paraît évidente, il n'en est pas de même des substances correspondantes du jeune Châtaignier, dont les fonctions restent aussi problématiques que celles des tanins adsorbés de ces deux plantes. Ces différences très nettes des propriétés physiologiques de ces composés qui présentent les mêmes réactions générales et dans des espèces aussi voisines doivent probablement être liées à une structure chimique distincte pour les tanins des glands de Chêne et les tanins du Châtaignier; malheureusement, les données sur ce sujet manquent entièrement. A défaut de connaissances chimiques précises, la répartition de ces substances dans les graines et l'axe végétatif des deux plantes peuvent-elles être prises en considération ?

» La coexistence des tanins et des réserves nutritives dans les mêmes cellules cotylédonaires dans les glands de Chêne et l'absence à peu près complète des composés tanniques dans

les cotylédons de l'akène de *Castanea* est-il un caractère suffisant pour diagnostiquer le rôle des tanins ?

» *Une pareille déduction serait prématurée* avant d'avoir répété sur un certain nombre de grains tanifiés et non tanifères des expériences analogues à celles que je viens d'exposer. »

Si, le plus souvent, dans les limites de recherches effectuées par Michel Durand, les dérivés phénoliques sont utilisés par la plante, dans quelques cas cependant ils paraissent *rester indifférents au chimisme intense dont ces organes en voie de développement ou de senescence sont le siège.* On peut se demander s'il n'est pas possible d'établir une relation entre la nature chimique de ces principes actifs et leur utilisation.

Les tanins pyrocathéchiques (phlobatanins ou tanin condensés) paraissent intervenir dans l'édification des tissus, mais aucune preuve décisive.

Ces tanins pyrogalliques libres (solubles dans l'acétome), évoluant comme les sucres à petites molécules, sont utilisés par la plante. Les tanins adsorbés pyrogalliques correspondent aux tanins résiduels des anciens auteurs et la façon dont ils se comportent dans les organes végétaux étudiés ne laisse pas entrevoir le devenir de ces substances.

Michel Durand attribue aux tanins des jeunes Châtaigniers étiolés une origine glucidique et à ceux des feuilles et des rameaux d'*Aesculus* et *Castanea* une origine protidique.

Ce même auteur remarque que les radiations lumineuses peuvent modifier la teneur en principe tanniques, mais ces dérivés phénoliques se forment dans l'obscurité si les réserves nutritives sont abondantes.

Pour une espèce végétale, les plantes de lumière sont en général plus tanifiées que les plantes d'obscurité, mais rien d'absolu.

En 1932, Michel Durand se propose de préciser l'origine des tanins; il fait une nouvelle série de recherches portant sur les rameaux de Maronnier pendant l'éclosion des bourgeons et sur les feuilles jaunissantes de Châtaignier; il conclut :

« Les tanins prennent naissance indifféremment : dans les

jeunes organes, bourgeons en éclosion; les parenchymes adultes, écorce de Maronnier; les organes en senescence, feuilles jaunissantes de Châtaignier, chaque fois que les tissus considérés renferment en abondance des fragments de grosses molécules protidiques et glucidiques désagrégées; quoique dans l'ensemble il ne soit guère possible de se prononcer sur les relations des tanins avec l'une de ces espèces chimiques à l'exclusion de l'autre, *l'origine glucidique de l'excès de tanin qui apparaît dans les bourgeons et l'écorce* de Maronnier, au printemps, dans les feuilles jaunissantes de Châtaignier en automne, *ne paraît faire aucun doute*. En revanche, aucun des faits mis en évidence dans ce travail ne peut être indiqué en faveur de l'origine protidique des composés tanniques.

» L'élaboration des tanins est particulièrement active dans les tissus où la dégradation des sucres complexes se manifeste avec une intensité accrue. L'amidon, en se désagrégeant, donnerait comme produits intermédiaires des sucres entraînables par l'eau, insolubles dans l'acétone, qui se scinderaient à leur tour en glucides simples et tanins. Ainsi s'expliquerait le parallélisme maintes fois rappelé dans un précédent mémoire entre les sucres simples et les tanins libres. »

Les tanins solubles dans l'acétone se transformeraient ensuite en tanins absorbés. Tout récemment, M. Guillermond vient de terminer un important travail : « *Recherches cytologiques sur les pigments anthocyaniques et les composés oxyflavoniques* ». Ses recherches lui permettent de formuler les conclusions suivantes :

1° Les pigments anthocyaniques se rencontrent très fréquemment à l'état de solution dans les vacuoles dépourvues de tanin : dans de nombreux cas, les pigments anthocyaniques peuvent coexister dans les vacuoles avec une plus ou moins forte quantité de tanin; lorsque le tanin est très abondant, il semble qu'il puisse se former des complexes tanin-anthocyanes; qu'il se trouve dans les vacuoles renfermant ou non des tanins ou d'autres substances colloïdales, le pigment peut cristalliser partiellement ou totalement et se présente sous forme de sphéro-cristaux ou d'aiguilles réunies en amas. Enfin, dans beaucoup de cellules à anthocyane, on rencontre côte à

côte, dans la même cellule, deux catégories distinctes de vacuoles dont les unes renferment le pigment et dont les autres en sont dépourvues; parfois même, les deux catégories de vacuoles peuvent renfermer l'une et l'autre un pigment anthocyanique de couleur différente;

2° Les composés oxyflavoniques que l'on rencontre dans les épidermes des fleurs jaunes ou blanches et de beaucoup d'organes végétatifs peuvent également se trouver à l'état de solution dans les vacuoles dépourvues de tanin, contenant dans certains cas des corpuscules colloïdaux capables de les absorber ou peut-être de se combiner avec eux, ou bien dans les vacuoles renfermant une plus ou moins grande quantité de tanin;

3° Les composés oxyflavoniques apparaissent généralement dans les cellules méristématiques au début de l'évolution du système vacuolaire;

4° Les pigments anthocyaniques peuvent, dans certains cas, s'édifier de toutes pièces dans les cellules méristématiques dès le début de l'évolution du système vacuolaire; plus fréquemment, ils apparaissent à un stade ultérieur de l'évolution et souvent même seulement dans la grosse vacuole des cellules complètement différenciées. En ce dernier cas, ils sont toujours précédés de la production des composés oxyflavoniques, qui prennent naissance dans les premières phases de l'évolution du système vacuolaire;

5° Les tanins, lorsqu'ils existent avec les composés oxyflavoniques ou les pigments anthocyaniques, apparaissent dans les cellules méristématiques dès le début de l'évolution du système vacuolaire; ils paraissent se former en même temps que les composés oxyflavoniques ou que les pigments anthocyaniques dans le cas où ces derniers naissent de toutes pièces. Ils persistent *ensuite sans aucune modification appréciable,* même dans la grosse vacuole des cellules adultes avec les composés oxyflavoniques ou les pigments anthocyaniques; ils ne semblent *donc jouer aucun rôle dans la genèse de ceux-ci.*

D'après ce qui précède, nous voyons que nous pouvons

considérer trois époques dans l'historique de la question, pouvant se résumer ainsi :

I. — 1812-1881

1° *Au point de vue histologique :*

a) Le tanin est plus répandu chez les Dicotylédones que chez les Monocotylédones et les Cryptogames, plus abondant et plus fréquent chez les végétaux ligneux que chez les plantes annuelles, il paraît spécial à quelques groupes : Cupulifères, Rosacées, Ericinées, Thérébinthacées, Légumineuses, tandis que certaines familles en sont complètement dépourvues : Malvacées, Solanées, Oléacées;

b) Il existe en plus forte proportion dans les tissus de l'écorce, à l'exception du suber et dans la moëlle; il est à son maximum chez les organes jeunes;

2° *Au point de vue physiologique :*

Le tanin est un corps inerte comme l'oxalate de chaux (Rauwenhoff). Le tanin est une matière de déchet (Sachs). Le tanin est une matière de réserve comme l'amidon (Hartig, Wigand). Le tanin est un résidu et en même temps un élément actif (Schell, Charbonnel-Salle).

II. — 1881-1924

1° *Au point de vue histologique :*

Peu de recherches à ce sujet. M. Eberhardt montre que le tanin est plus abondant dans les feuilles jeunes que dans les feuilles adultes. P. Dangeard montre la transformation de l'aleurone en tanin;

2° *Au point de vue physiologique :*

a) Le tanin se transforme en sucre par oxydation tout comme l'amidon; le tanin ne se transforme pas en sucre chez les fruits;

b) Le tanin se transforme dans les fruits sous l'action d'une diastase oxydante;

c) Le tanin est une substance qui, après certaines transformations (sucres, alcools, éthers), engendre les parfums;

d) Le tanin joue un rôle de défense contre l'invasion du parasitisme;

e) Le tanin engendre les matières colorantes des plantes.

Le tanin n'est pas un élément qui engendre les pigments colorants des plantes. Moller et Schultz assimilent le tanin à un équivalent de l'amidon.

III. — 1924-1934

La question est singulièrement éclaircie par les dernières études de Michel Durand, qui ont jeté sur la question une lumière indiscutable, et par celles de M. Guillermond, qui sont très instructives.

Le tanin se présente dans la cellule sous deux formes :

1) En solution dans le suc cellulaire;

2) En combinaison chimique ou simplement en absorption avec une substance colloïdale ternaire (tanins libres, tanins absorbés).

Rôle

D'après Michel Durand :

1. *Tanins pyrocathéchiques, phlobatanins ou tanins condensés, paraissent intervenir dans l'édification des tissus,* mais aucune preuve décisive.

2. Dans les tanins *pyrogalliques, glucosidiques* ou *hydrolysables :*

a) Les tanins libres évoluent comme les sucres à petites molécules et sont utilisés par la plante;

b) Les tanins adsorbés correspondent aux tanins résiduels; la façon dont ils se comportent dans les organes végétaux ne laisse pas entrevoir le devenir de ces substances.

Influence de la lumière

Les dérivés phénoliques se forment dans l'obscurité si les réserves nutritives sont abondantes.

Pour une espèce, les plantes de lumière sont en général plus tanifères que les plantes d'obscurité; rien d'absolu.

Origine

Michel Durand remarque que les tanins prennent naissance indifféremment chaque fois que les tissus considérés renferment en abondance des fragments de grosses molécules protidiques ou glucidiques désagrégées.

Cependant, il semble se prononcer en faveur de *l'origine glucosidique.*

M. Guillermond montre que les tanins ne jouent aucun rôle dans la genèse des composés oxyflavoniques ou des pigments anthocyaniques. Ceci est en faveur de la conception du *tanin résiduel.*

La question du rôle du tanin reste donc entière. Il est impossible de savoir de façon précise, après ces travaux pourtant si nombreux, quelle est l'origine du tanin, de connaître exactement son rôle et ce qu'il devient; ni les observations histologiques, ni les recherches physiologiques ne nous permettent d'émettre, d'après ces données, une opinion définitive.

IIe PARTIE

RECHERCHES HISTOLOGIQUES

L'examen d'un très grand nombre de coupes exécutées dans les différentes parties de la feuille de multiples végétaux, et à différents stades de son évolution, m'avait, dans un premier travail, conduite à des conclusions identiques à celles que Michel Durand avait obtenues par ses mesures chimiques sur la présence, la diminution, la réapparition du tanin dans la feuille, et son exode de la feuille vers la tige. J'ai été amenée à penser que l'étude anatomique pure des différents organes du végétal, au fur et à mesure de leur développement, pourrait peut être me permettre de préciser un peu cette question qui reste si obscure encore, du rôle et du comportement de ce corps dans la plante.

Telle est l'origine de ce travail.

J'ai entrepris alors des séries de coupes dans les différents organes des végétaux les plus divers. Ces organes séjournaient préalablement pendant deux semaines dans une solution concentrée de bichromate de potasse et de formol, suivant la formule de Broemer, afin de fixer le tanin, qui prend alors la coloration brune classique. Les échantillons ainsi traités subissaient ensuite un lavage intensif et séjournaient dans l'eau jusqu'à ce qu'il ne se dégageât plus d'eux la moindre trace de colorant, ils ont été ensuite soumis à un séjour plus ou moins long, suivant leur nature, dans l'alcool à 60°, afin de rendre leurs tissus plus faciles à couper.

Les résultats des recherches opérées sur les différents organes de ces végétaux, choisis intentionnellement dans les familles les plus diverses, m'ont conduite à adopter dans l'exposé de ce travail le plan suivant :

Feuille, tige, bourgeons (végétatifs et floraux), rhizome, fleur, fruit, graine, racine, axe hypocotylé, blessures, lenticelles, galles, plantes aquatiques.

FEUILLE

La feuille étant en réalité le laboratoire de la plante, c'est-à-dire l'organe dans lequel s'effectuent les transformations chimiques indispensables à la vie de la plante, il paraît vraisemblable de penser qu'elle aura un rôle primordial dans la genèse du tanin et que la répartition et l'évolution de ce corps dans cette partie du végétal sera tout particulièrement instructive. Dans le but d'arriver à connaître cette évolution avec la plus grande précision possible, nous avons effectué des coupes dans un grand nombre de végétaux à trois stades différents du développement de la feuille.

1° Au début du développement, c'est-à-dire à une période correspondant au tout premier printemps;

2° Dans la feuille adulte, c'est-à-dire dans la feuille de plein été;

3° Dans la feuille d'automne, au moment de sa chute; dans chaque cas, nous avons examiné successivement les différentes parties de la feuille : le limbe, la nervure foliaire et le pétiole.

Nous allons donner ici la description de quelques exemples :

Prunus Lauro-Cerasus L.

1. — Limbe :

Première feuille. — Une coupe transversale faite dans le limbe traduit une solution brune répandue dans toute la coupe. Des glomérules tannifères bruns remplissent l'épiderme supérieur, toutefois, la cuticule, assez épaisse, apparaît nettement dépourvue de tanin. L'assise de tissu palissadique immédiatement sous-jacente est littéralement bourrée de glomérules foncés, l'assise palissadique suivante est remplie d'une solution pâle provenant très probablement de la dissolution intensive des glomérules de l'assise supérieure. De nouveau, nous constatons la combinaison des composés tanniques avec vraisemblablement des corps divers amenés par la sève brute, dans le tissu lacuneux. L'intensité de ce

tanin combiné est variable, mais souvent très forte, et les grains se répartissent en files qui forment des trainées aboutissant à l'épiderme inférieur. Ce dernier et l'assise sous-épidermique en sont largement pourvus.

Remarquons que les stomates renferment relativement peu de tanin ou alors sous forme de dissolution et uniquement dans les cellules sous-stomatiques.

Feuille de plein été. — La localisation du tanin est identique à celle décrite pour la coupe de printemps, mais avec une intensité croissante moindre, surtout dans le tissu palissadique, où les glomérules sont toujours nombreux et foncés.

Feuille d'automne. — Le tanin est aussi abondant et intense que dans la feuille de printemps. Toute la coupe en est remplie.

2. — Nervure médiane :

Première feuille. — Le tissu parenchymateux central ne renferme que peu de tanin, mais la zône qui entoure les faisceaux libéroligneux est garnie de glomérules très foncés qui cherchent à pénétrer dans les rayons médullaires des faisceaux et qui s'engagent dans les espaces séparant ceux-ci. De nombreux glomérules remplissent l'assise génératrice et le liber, ils contournent les paquets de sclérenchyme et sont très fournis dans la zône corticale interne. Le parenchyme cortical central n'en présente que quelques taches isolées, mais la zône corticale externe et les couches sous-épidermiques en sont garnies, de même que l'épiderme.

Fig. 1. — Schémas montrant la répartition du tanin dans la nervure médiane de *Prunus Lauro-Cerasus* : à droite, dans la feuille au début du printemps; au centre, dans la feuille d'été; à gauche, dans la feuille d'automne.

Dans les feuilles qui suivent, de 1 à 11, cette répartition reste la même, en s'atténuant considérablement en quantité et en intensité.

Feuille adulte. — Lorsque la feuille a atteint ses dimensions de feuille adulte, le tanin a presque disparu de l'assise génératrice, seul le liber en contient, à l'état libre surtout. Nous voyons des glomérules très clairs dans la couche corticale interne et dans l'épiderme.

Feuille d'automne. — La réapparition d'une intensité plus marquée et d'une distribution beaucoup plus abondante du tanin se constate dans tous les tissus précédemment énumérés, le parenchyme cortical étant presque entièrement envahi.

3. — Pétiole :

Dans le pétiole, la répartition est sensiblement comparable à celle de la nervure médiane dans son ensemble, mais le tanin est plus abondant et beaucoup plus intense.

Fig. 2. — Répartition du tanin dans le pétiole des feuilles de *Prunus Lauro-Cerasus*, au printemps à l'été et à l'automne.

Première feuille. — Nous y voyons des paquets très foncés de glomérules dans le parenchyme à la base des faisceaux. Dans le parenchyme central on constate l'existence de quelques glomérules qui semblent se diriger vers l'épiderme supérieur. Les glomérules de la zône périmédullaire s'engagent dans les rayons médullaires qui séparent les faisceaux ou bien pénètrent dans les *rayons médullaires du bois*, mais deviennent plus petits. *L'assise génératrice* est remplie de nombreuses concrétions brunes qui se dirigent vers l'écorce après avoir traversé le liber et les rayons médullaires. Les glomé-

rules forment des trainées très foncées dans l'écorce interne et moyenne et vont s'amasser dans l'épiderme et les trois ou quatre dernières assises sous-épidermiques.

Feuille adulte. — Nous remarquons des glomérules jaunes dans la zône périmédullaire, quelques petits glomérules bruns dans les rayons médullaires et le liber. Des concrétions pâles traversent les espaces inter-scléreux et se répandent dans l'écorce interne. Une solution jaune remplit l'écorce et des glomérules à peine bruns se distinguent dans l'épiderme. Donc ici, nous nous trouvons en présence d'une diminution très grande du tanin en quantité et en intensité.

Feuille d'automne. — Des glomérules foncés réapparaissent beaucoup plus nombreux et plus foncés dans la zône périmédullaire, d'où ils cherchent à gagner la périphérie, soit vers l'écorce supérieure, soit par les rayons médullaires du bois et le liber. Ils apparaissent plus clairs entre les paquets de fibres, l'intensité augmente dans l'écorce interne et diminue dans l'écorce moyenne; les concrétions sont foncées et nombreuses dans l'écorce externe et l'épiderme.

Quercus Robur L.

1. — Limbe :

Dans la *feuille de printemps,* le tanin apparaît en grande quantité dans le tissu palissadique, d'où il émerge un peu vers l'épiderme supérieur, mais surtout vers la face inférieure de la feuille sillonnant le tissu lacuneux de glomérules foncés plongeant partout dans une solution plus claire. L'épiderme inférieur en contient beaucoup. Mais toujours peu dans les stomates.

La *feuille d'été* présente un maximum apparent, surtout dans le tissu palissadique.

La *feuille d'automne,* de nouveau, en est largement pourvue.

2. — Nervure médiane :

La *première feuille* présente des glomérules dans les rayons médullaires du bois. Les concrétions du liber sont d'intensité variable, plus accentuées au voisinage du sclérenchyme; quelques granules foncés entourent l'anneau continu du scléren-

chyme. Le tanin, bien marqué dans l'épiderme inférieur, n'existe pour ainsi dire pas dans l'épiderme supérieur. Cependant, il faut noter une grande abondance de tanin en général.

La *feuille de plein été* nous montre à peine de tanin dans les rayons médullaires, quelques granules sont répandus dans le liber. Le tanin a presque disparu en bordure du sclérenchyme, il est très peu abondant dans l'épiderme et d'une teinte très atténuée.

Dans la *feuille d'automne,* l'intensité des glomérules augmente dans les rayons médullaires, ils sont extrêmement abondants dans le liber, surtout à proximité du sclérenchyme, ils réapparaissent autour de celui-ci, le tanin est plus marqué dans l'épiderme supérieur que dans l'épiderme inférieur.

3. — Pétiole :

La *feuille de printemps* renferme du tanin abondant dans la moëlle, autour des faisceaux; d'une intensité moyenne dans le liber, il est très abondant autour de chaque faisceau et dans la région épidermique.

Le tanin est très atténué comme intensité dans la *feuille adulte.* Il est plus marqué toutefois dans le liber que dans la feuille de printemps. Il émigre nettement vers l'épiderme ou se répartit à travers le tissu cortical.

Dans la *feuille d'automne,* le tanin est peu apparent dans les rayons médullaires, il se masse en grande quantité dans le liber externe, à la partie supérieure des faisceaux libéro-ligneux, en dehors du sclérenchyme, dans la zône sous-épidermique et l'épiderme.

Fagus Sylvatica L.

1. — Limbe :

Nous constatons toujours la même répartition du tanin dans le limbe; très abondant dans le tissu palissadique, d'où il se répand dans le reste du limbe, exode très net vers la partie inférieure de la feuille. L'évolution se fait toujours dans le même sens, maximum très net au printemps, minimum en été et de nouveau abondance en automne.

2. — Nervure médiane :

Dans la première feuille, le parenchyme médullaire contient des glomérules assez foncés au voisinage des faisceaux. Le bois complètement dépourvu nous montre seulement ses rayons médullaires remplis de glomérules foncés, le liber qui vient ensuite en est garni. La zône corticale interne est abondamment pourvue de tanin, une zône beaucoup moins chargée la sépare de la zône corticale externe, qui est très riche en glomérules foncés abondants, surtout dans l'épiderme et les couches sous-épidermiques, particulièrement dans la région de la face inférieure. Au centre de cette coupe, nous distinguons un faisceau libéro-ligneux formé de deux parties accolées présentant un liber interne maculé de glomérules tannifères, de même les rayons médullaires en sont garnis.

Ce tanin diminue progressivement d'intensité dans les feuilles suivantes. La sixième, correspondant au développement maximum de la feuille, nous montre quelques rayons médullaires du bois contenant des traces très claires. Le tanin que nous remarquons dans le liber, très peu abondant, se trouve localisé dans la couche supérieure contre l'anneau continu de sclérenchyme qu'il ne peut franchir. Une seule rangée de cellules entourant l'anneau scléreux présente du tanin de couleur très atténuée. L'épiderme présente de légères traces d'un tanin très clair. On retrouve ce tanin parsemant d'une façon très clairsemée le parenchyme entourant le faisceau central, qui n'en présente guère que dans le liber.

A l'automne, nous constatons dans la feuille qui vient de tomber une recrudescence très marquée de tanin en quantité et en intensité, localisé plus spécialement dans la zône corticale externe et l'épiderme inférieur de la nervure médiane, dans la zône corticale interne où il est abondant dans le parenchyme entourant le faisceau central. Abondant dans le liber, il réapparaît également d'une façon marquée dans les rayons médullaires.

3. — Pétiole :

Les mêmes observations se répètent pour le pétiole des feuilles, avec une accentuation du tanin moins marquée

en quantité et en intensité dans la feuille d'automne qui, dans l'échantillon observé, était encore attachée à la branche et dans laquelle la pigmentation était moins marquée que dans les feuilles tombées. Malgré un état de différenciation moindre, on remarque cependant, en la comparant avec la feuille d'été, une augmentation très nette du tanin en quantité et en intensité comme dans *Prunus Lauro-Cerasus* et *Quercus robur.*

Rhamnus cathartica L.

Cet échantillon est particulièrement intéressant parce que la feuille tombée, correspondant à la feuille d'automne, n'était pas jaune; elle s'était détachée sans doute à la suite d'une période de sécheresse prononcée, accompagnée de la présence d'un vent chaud qui dura deux jours.

1. — Limbe :

Dans la *feuille de printemps,* les composés tanniques sont très abondants, se présentent sous forme de glomérules foncés baignant dans une solution brune, glomérules particulièrement nombreux dans le parenchyme palissadique, ils envahissent ensuite le tissu lacuneux et arrivent à l'épiderme inférieur. Nous remarquons une répartition identique dans la *feuille d'été,* mais avec une intensité plus marquée dans la *feuille d'automne.*

2. — Nervure médiane :

Nous constatons dans la *feuille de printemps* la présence du tanin à la base des faisceaux ligneux et dans les rayons médullaires des faisceaux qui en sont remplis. Le liber est très riche en cet élément, surtout dans sa partie inférieure et dans l'assise génératrice. La zône corticale externe présente de nombreux granules qui, dans la zône corticale interne, s'unissent en amas épais et foncés entourant le liber. Le tanin est très marqué dans l'épiderme de la face inférieure de la nervure, un peu moins dans l'épiderme de la face supérieure.

Dans la feuille correspondant à l'été, le tanin est encore abondant dans le liber, mais beaucoup plus clair et très di-

minué également en quantité et en couleur dans les rayons médullaires. Le parenchyme cortical n'en contient plus du tout, sauf à la base de l'arc du faisceau libéro-ligneux; il a à peu près disparu de l'épiderme, où il ne se manifeste plus que par la présence de quelques granules à teinte très atténuée.

Dans la *feuille tombée,* qui présente les particularités signalées plus haut, on remarque que par comparaison avec les coupes des genres précédemment étudiés on ne trouve pas cette opposition si caractéristique entre les coupes d'été et d'automne. Il est évident que cette feuille n'a pas comme les autres subi toutes les transformations chimiques qu'entraîne la pigmentation précédant la chute. Malgré cela, on peut constater le début de ces phénomènes qui se traduit par une réapparition du tanin très abondant dans l'épiderme et d'une teinte aussi foncée que dans la feuille de printemps. Le tanin réapparaît dans le parenchyme cortical et nous remarquons qu'au début de sa réapparition il est très clair et se foncera au fur et à mesure de sa production. Liber et rayons médullaires nous présentent le tanin également clair, tel qu'on devrait normalement le trouver dans la feuille d'été.

3. — Pétiole :

L'examen des coupes du pétiole nous conduit aux mêmes observations, avec cette différence toutefois que la réapparition et la quantité de tanin d'automne est plus marquée dans le pétiole de la feuille que dans la nervure médiane.

Vitis Vinifera L.

1. — Limbe :

Les coupes faites dans le limbe des feuilles de *Vitis vinifera,* opérées aux trois différents états de leur développement, nous permettent de mentionner une localisation identique à celle observée dans les exemples précédents et variant dans le même sens.

2. — Nervure médiane :

La feuille de printemps nous montre le tanin épais, massé en glomérules plus localisés ici que dans les autres genres étudiés. Le parenchyme central, que l'on peut désigner sous

le nom de parenchyme médullaire, en est totalement dépourvu, sauf à la base des faisceaux. Le bois en est totalement privé, par contre, il est très abondant dans le liber. Il est localisé dans la zône corticale interne, au sommet des faisceaux libéro-ligneux, nettement séparés les uns des autres et qui sont littéralement entourés d'un anneau assez épais de couches parenchymateuses remplies de tanin. La zône corticale moyenne n'en montre pas. L'épiderme supérieur en contient davantage que l'épiderme de la face inférieure, mais celui-ci est continué en allant vers le centre par une abondance marquée dans les couches supérieures de la zône corticale externe, sous l'épiderme de la face supérieure, le tanin est moins abondant.

Dans la *feuille adulte d'été*, la grande majorité du tanin a disparu. La gaine tannifère des faisceaux libéro-ligneux subsiste, mais très éclaircie. Les rayons médullaires et le liber en contiennent. Le parenchyme cortical en est complètement dépourvu. Il a à peu près totalement disparu dans l'épiderme des faces latérales, se traduit encore dans l'épiderme de la face supérieure par quelques granules de teinte très atténuée et quelques-uns plus foncés. Il subsiste à la partie externe de la saillie de la nervure tellement atténué qu'il n'y figure que sous l'aspect d'une teinte sépia presque effacée qui correspondrait à une solution très diluée.

Dans la *feuille d'automne*, le tanin fait sa réapparition, généralement aussi concentré et, par conséquent, foncé que dans la feuille de printemps, toutefois sous forme de granules beaucoup plus nombreux mais plus petits. Le liber en est rempli, la gaine qui entoure les faisceaux libéro-ligneux est plus foncée que dans la feuille d'été. La zône corticale interne les localise au-dessus des paquets scléreux, la zône corticale moyenne en est dépourvue, la zône externe en est bourrée. Quelques granules seulement figurent dans l'épiderme de la face supérieure; l'épiderme inférieur, par contre, en est complètement envahi comme d'une solution homogène, si foncée qu'elle efface les cloisons radiales des cellules.

3. — Pétiole :

Dans le pétiole on retrouve sensiblement les mêmes caractères avec une certaine amplification.

Le liber de la *feuille de printemps* en est copieusement garni, les rayons médullaires en contiennent, mais en quantité moindre. La zône corticale interne localise les granules autour de ses faisceaux libéro-ligneux en les entourant jusque dans la zône externe du parenchyme médullaire, lequel n'en contient pas ailleurs. La zône corticale médiane en est dépourvue et la zône corticale externe en contient très peu. L'épiderme est complètement envahi par le tanin; il est impossible de distinguer le moindre granule, tout est envahi d'une manière homogène et se présente sous forme d'une assise d'un brun noir intense, ne permettant plus d'apercevoir les membranes cellulaires.

La coupe d'été, si on la compare à la coupe de printemps, rappelle celle-ci en présentant la même répartition, mais elle est singulièrement pâle, comme si elle avait subi de nombreux lavages.

Quant à la coupe *du pétiole d'automne*, la quantité de tanin est manifestement beaucoup plus grande que dans la coupe du pétiole de printemps et que dans la coupe de la nervure médiane d'automne : abondance de tanin dans l'épiderme, dans la zône corticale externe sous forme de granules, paquets épais de granules agglomérés dans la partie supérieure des faisceaux libéro-ligneux, dans le liber, les rayons médullaires et le parenchyme médullaire.

Platanus vulgaris Spach.

La feuille de *Platanus vulgaris* synthétise en quelque sorte les différents aspects que présente la répartition du tanin suivant l'âge des éléments considérés.

1. — Limbe :

Ici encore, nous voyons le limbe rempli de tanin dans la *feuille de printemps,* toujours plus marqué dans le tissu palissadique et glissant vers l'épiderme inférieur, emplissant sur son passage le tissu lacuneux; les granules baignent toujours dans une solution plus claire.

La *feuille d'été* présente les mêmes phénomènes et, à nouveau, maximum *en automne.*

2. — Nervure médiane :

Feuille de printemps : Les rayons médullaires des faisceaux en présentent, mais en moins grande proportion dans ce genre que dans les autres. Quant au liber, le tanin y est copieusement représenté. Le tissu parenchymateux en contient dans ses différentes parties en glomérules épais et fusionnés jusque dans la moëlle, qui présente des agglomérations épaisses et très foncées. Nous voyons une grande abondance de tanin dans l'épiderme, tant de la face inférieure que de la face supérieure.

Dans les feuilles plus développées, le tanin encore abondant va en diminuant progressivement jusque dans la feuille ayant atteint ses dimensions définitives.

La *feuille de plein été* nous montre alors un épiderme à tanin homogène, mais extrêmement pâle. Les zônes centrales et internes du parenchyme cortical et la moëlle en présente une quantité moindre que la feuille de printemps et d'une couleur extrêmement atténuée. Le sclérenchyme et le bois n'en décèlent nulle trace, il est très rare dans les rayons médullaires.

Fig. 3. — Nervure médiane de la feuille de Platane : au centre, feuille d'été; à droite, feuille de printemps; à gauche, feuille d'automne.

Dans la coupe de la feuille tombée, les granules de tanin foncé se multiplient à profusion. L'épiderme est complètement envahi et présente une teinte homogène foncée. Quant aux granules de la zône corticale externe ils sont noyés dans

une teinte générale plus claire, décelant une grande quantité de tanin occupant plusieurs épaisseurs de cellules. La zône parenchymateuse corticale interne en contient peu, mais les granules se massent en bataillons serrés dans la zône corticale interne entourant complètement les faisceaux libéro-ligneux et sont très répandus dans toute la région médullaire. Le liber en contient à nouveau de grandes quantités.

3. — Pétiole :

La même répartition s'observe dans les différentes coupes du pétiole, où le tanin, très réduit et pâle dans le pétiole de la feuille d'été, se manifeste presqu'aussi intense dans celui

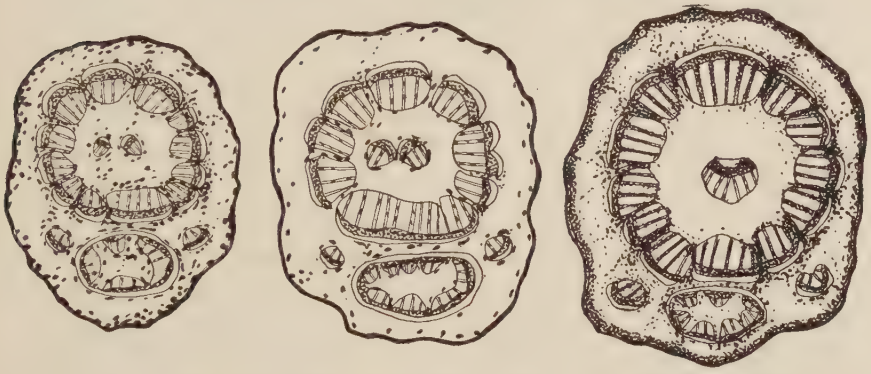


Fig. 4. — Pétioles de Platane : au centre, feuille d'été; à gauche, feuille de printemps; à droite, feuille d'automne.

de la feuille tombée, qui, de plus, montre l'envahissement marqué de tanin dans les assises de la zône corticale externe, celles-ci n'en contenant que de petits granules dans le pétiole de printemps, alors que dans le pétiole de la feuille d'automne ils sont comme distribués dans une solution de tanin occupant un nombre d'assises plus grand que dans la nervure médiane.

Rubus Idæus L.

L'examen des coupes de *Rubus idaeus* est particulièrement intéressant, en voici la raison :

Il semble, au premier examen, qu'il ne concorde pas exactement avec l'ensemble des caractères donnés par les autres échantillons observés.

1° La feuille d'été contient plus de tanin que les feuilles d'été des autres plantes.

2° La feuille tombée en contient relativement moins que les feuilles tombées des autres genres.

Or, l'explication de ces anomalies apparentes est fournie par les dates mêmes de la récolte et par l'examn des échantillons, et vient au contraire à l'appui des conclusions précédemment tirées.

La sixième feuille de plein été n'est pas arrivée à son complet développement, elle a donc encore des tissus vivants en plein fonctionnement, d'où, rien d'étonnant que les déchets y soient encore nombreux. Elle correspond en réalité à un des stades intermédiaires entre la période de pleine activité et la période d'arrêt s'étendant de la période d'achèvement du développement, à celle où les réactions d'automne commencent.

Pour ce qui est de la feuille tombée, elle a été recueillie sur la terre après une longue période de pluie et en décembre seulemnt, très en retard par conséquent par rapport aux échantillons des autres plantes, ayant été oubliée dans la récolte faite au début de novembre. Il est donc tout naturel de la trouver moins riche en tanin que celle qui aurait été recueillie en temps normal, puisqu'elle a été lavée en quelque sorte par les pluies pendant une période assez longue, ayant entraîné la disparition d'une partie importante de tanin.

RÉSUMÉ

Nous constatons dans tous les cas une abondance très marquée de tanin dans les tissus jeunes en voie d'accroissement (feuille de printemps). Cette abondance persiste pendant tout le temps du développement de la feuille. Lorsque celle-ci a atteint ses dimensions définitives et au fur et à mesure qu'on s'approche de ce stade, on constate une diminution progressive du tanin qui, dans la feuille adulte, est réduite à une proportion infime par rapport à ce qu'elle était dans les stades du début. Pendant toute la période s'étendant du moment où la feuille a atteint sa taille normale, on pourrait dire son adolescence, jusqu'au moment où l'automne commence à manifester ses effets, période où elle vieillit, le tanin est très visi-

blement réduit, d'une intensité très faible, comme lavé. Dès le début de l'automne, changement notable : le tanin réapparaît, devient très abondant, aussi intense et quelquefois même d'avantage que dans les tissus de printemps, jusqu'au moment où la feuille tombe, entraînant par conséquent avec elle une grande quantité de tanin.

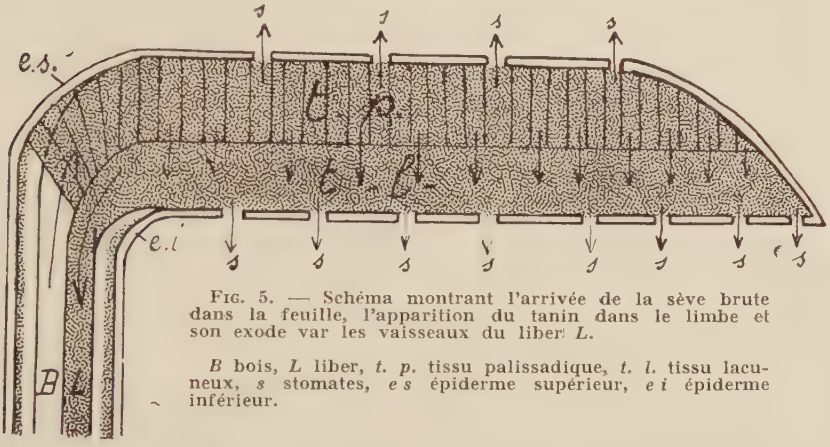


Fig. 5. — Schéma montrant l'arrivée de la sève brute dans la feuille, l'apparition du tanin dans le limbe et son exode var les vaisseaux du liber *L*.

B bois, *L* liber, *t. p.* tissu palissadique, *t. l.* tissu lacuneux, *s* stomates, *e s* épiderme supérieur, *e i* épiderme inférieur.

Toutefois, suivant l'époque à laquelle a été recueillie la feuille d'automne, on peut trouver des différences assez marquées dans l'abondance et la répartition du tanin par rapport à la feuille de printemps, soit que cette abondance soit encore sensiblement égale, soit peu ou bien supérieure à celle existant dans la feuille de printemps. Et ceci correspond nettement, ainsi que nous le montrent les échantillons de *Rhamnus* et de *Rubus* à l'époque à laquelle les échantillons ont été prélevés ou recueillis.

L'étude du limbe semble nous indiquer que le tanin prend naissanace dans le tissu palissadique, ce serait donc un produit consécutif à la photosynthèse. Ce tanin apparaît sous forme de solution assez claire au milieu de laquelle nous distinguons bien vite des glomérules foncés. Ces glomérules proviennent très vraisemblablement de combinaisons du tanin soluble avec les corps bruts apportés par les capillaires ligneux. Nous admettons avec Michel Durand que la sève élaborée en entraîne avec elle. Que devient le reste de ces composés tanniques ? Nous remarquons une migration très nette

vers l'épiderme inférieur à travers le tissu palissadique jusqu'à l'épiderme supérieur. Ce mouvement centrifuge s'explique très facilement en se reportant à l'existence des zônes sous-imbibées mises en évidence par Haumann dans son travail *Recherches sur l'ascension de la sève :*

« Les organes des végétaux terrestres, aériens ou souterrains, herbacés ou ligneux, et même les parties aériennes des plantes aquatiques, se trouvent toujours dans un état de sous-imbibition plus ou moins accentué, et cela bien avant que cette sous-imbibition ne se manifeste par un état visible de fanaison. Un assoiffement plus ou moins accentué est donc l'état normal des aérophytes, dont le bilan aqueux est perpétuellement en déficit, et si dans des conditions particulièrement favorables : sol saturé d'eau, pluie prolongée, l'imbibition maximum arrive à se produire, spécialement la nuit, la sous-imbibition se rétablira aussitôt que la pluie cessera, que la lumière réapparaîtra ou que le vent soufflera.

» Cet état de sous-imbibition des organes à grande évaporation se propage de proche en proche aux tiges herbacées, aux branches ligneuses, mieux protégées par l'écorce, et aux parties souterraines jusqu'aux membranes des poils radiculaires... Il en résulte que l'eau contenue dans les vaisseaux, à quelque niveau que ce soit, est continuellement sollicitée transversalement à pénétrer dans les tissus sous-imbibés qu'elle traverse et longitudinalement à s'élever vers des parties plus sous-imbibées encore. La sève obéissant à l'attraction la plus puissante, se dirige vers les tissus sous-imbibés. »

Lutman a montré que la teneur en eau de la feuille diminue régulièrement de la base à la pointe et de la ligne médiane à la périphérie.

D'après ce qui précède, nous pouvons donc admettre que le tanin est entraîné par un courant d'eau continu du centre vers la périphérie. Dans l'épiderme, il est en partie dissout par l'eau des pluies, de la rosée, de l'évaporation et de la transpiration. Et la diminution d'intensité constatée dans l'intérieur des différents tissus des coupes est tout simplement la conséquence d'un véritable lavage, cela explique en outre l'existence de granules d'intensités différentes. Les tanins combinés ne sont en effet pas complètement solubles dans l'eau,

le courant de lavage entraîne tout ce qu'il peut dissoudre sur son passage. De plus, au printemps, le tanin semble aussi être le résultat de la division cellulaire, il est tout particulièrement abondant lorsque cette dernière est intense. Il diminue, nous le savons, dans les feuilles au fur et à mesure de l'augmentation de la surface qui correspond à la plus grande période de transpiration et de dissolution.

Si nous essayons de représenter l'évolution du tanin dans la feuille par une courbe, nous obtiendrons la courbe suivante :

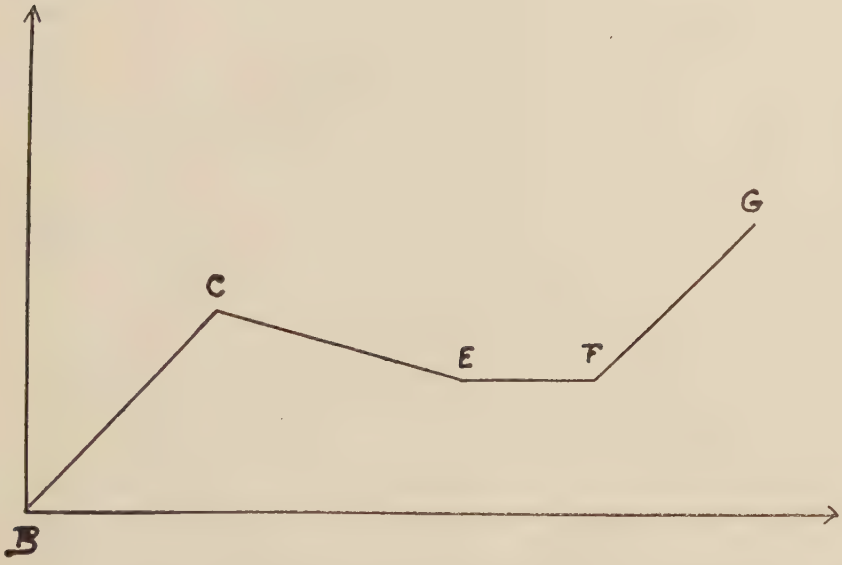


Fig. 6. — Courbe de l'évolution du tanin dans la feuille.

Le segment B C représente la période de fonctionnement actif de la division cellulaire. Il y a production active de tanin résultant de cette activité. Le point C étant le point où l'on constate le maximum.

C E, la feuille continue à se développer, il se produit encore du tanin résultant de la production de cellules nouvelles; toutefois, il y a diminution de tanin, diminution apparente parce que : 1° il y a augmentation de surface sans presque augmentation d'épaisseur; 2° il y a lavage continuel par le courant d'eau de transpiration. Puis l'appel d'eau étant plus

intense avec la sécheresse de l'été, le tanin continue à diminuer.

E F, période d'arrêt dans la constitution du tanin, qui disparaît, s'atténue par l'action combinée des pluies d'orage, de la transpiration de l'évaporation et de la rosée.

En F apparaissent les premières manifestations de l'automne. Jusqu'à présent, une partie du tanin formé était entraîné par la sève élaborée, mais la formation de la zône séparatrice empêche cet exode, d'où réapparition très nette de tanin dans la feuille d'automne. F G, cette réapparition est peut-être aussi en relation avec les transformations chimiques dont la feuille est le siège.

G H, pendant cette période, il n'existe plus que la dissolution par les pluies d'automne et cela dure jusqu'à la chute de la feuille (H).

A l'automne se manifestent plusieurs phénomènes, qui expliquent pourquoi l'on trouve dans les coupes des nervures médianes des pétioles une augmentation du tanin après la diminution progressive que l'on a constatée de la fin du printemps à la fin de l'été.

1° Ainsi que l'a démontré Rynasch, c'est le courant d'eau qui va des vaisseaux aux cellules chlorophylliennes qui détermine le départ des produits d'assimilation, donc l'arrêt de l'absorption entraîne fatalement l'arrêt de l'émigration et si le tanin du mésophylle est entraîné par les vaisseaux du liber dans l'économie générale, à cette époque un arrêt marqué se traduit dans cet exode;

2° De même, une diminution dans la transpiration causée par l'abaissement de la température, l'état hygrométrique de l'air, la désintégration chlorophyllienne ont leur répercussion sur la migration;

3° D'après Tison, question reprise plus tard par R. Combes et vérifiée par nous-mêmes sur quantité d'espèces, une assise génératrice s'établit à la base des pétioles bien avant la chute des feuilles. Cette assise est composée d'une lame ligno-subéreuse et de liège secondaire intéressant tous les tissus non libéro-ligneux qui sont cependant envahis ultérieurement par

la ligno-subérification et traversés par le liège à quelques exceptions près. Dans le cas où la scléro-subérification n'intéresse pas le tissu vasculaire, celui-ci subit alors, et cela avant la chute des feuilles, des modifications importantes; le bois est envahi par des thylles ou de la gomme, le liber est

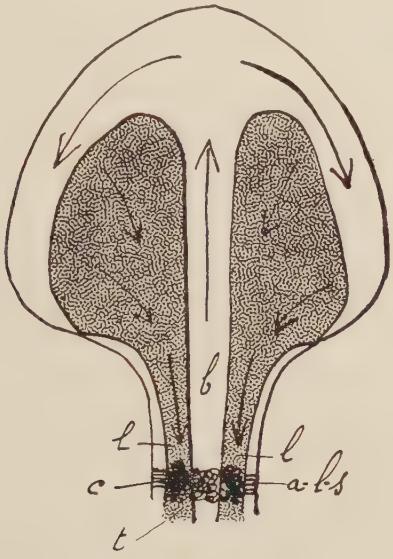


Fig. 7. — Schéma destiné à mettre en évidence l'évolution du tanin dans la feuille. *b* vaisseaux du bois, *l* liber, *c* cal, *a-l-s* assise subéro-ligneuse.

écrasé et obturé par des cals. De plus, on voit s'accumuler contre l'assise en question une quantité notable de glomérules de tanin et il est facile de comprendre que l'émigration des produits d'élaboration étant entravée et même complètement arrêtée alors que sa fonction chlorophyllienne se manifeste encore, il y ait dans les parties de la feuille une abondance plus marquée de tanin, qui ne peut plus être éliminé par les voies naturelles. Et cette augmentation se constate dès le début de la coloration des feuilles, elle est donc parfaitement en rapport avec l'existence de cette assise et, par conséquent, avec le ralentissement de l'émigration.

Vehmer attribue la diminution de certaines substances des feuilles en plein stade de dépérissement à l'entraînement par les agents atmosphériques; nous considérons que cette opinion est parfaitement plausible, pour le tanin en particulier :

les organes recueillis à l'ombre humide ou après de fortes pluies ayant toujours montré une teneur en tanin moins forte ou plus atténuée en quantité et en coloration que celle des organes comparables recueillis en pleine lumière ou en période sèche.

En outre, il est facile de constater que les feuilles jaunes détachées naturellement de l'arbre ou de la plante auxquelles elles appartenaient, s'accumulant dans une pièce d'eau ou un baquet rempli de ce liquide, donnent à l'eau où elles se sont accumulées une couleur brun noir des plus caractéristiques. Il y a donc un pigment dans ces organes végétaux qui est dissout dans l'eau et pour notre part nous croyons qu'il faut attribuer cette couleur au tanin des feuilles dissout dans le substratum liquide, car, si l'on reprend ces feuilles au bout d'un séjour assez long dans le liquide et qu'on y effectue des coupes, on y trouve, par comparaison avec celles recueillies au moment de la chute, une quantité de tanin bien moindre.

De quelle nature est ce pigment et que devient-il par la suite ? Puisqu'il est démontré que lorsque les feuilles tombent elles contiennent une grande quantité de tanin, il nous a semblé logique de conclure à priori que l'humus obtenu par désagrégation, fermentation et transformation des feuilles, devait contenir une certaine proportion de tanin et nous avons fait l'analyse comparative de l'humus ou du compost ainsi obtenu avec celle de la terre ordinaire d'une plate-bande. Or, dans un cas comme dans l'autre, *pas trace de tanin*, seule se révèle l'existence dans le compost d'un pigment brun noirâtre, mais complètement inerte quant aux réactions habituelles du tanin.

Qu'est donc devenu le tanin emporté par les feuilles ? ou quelles transformations a-t-il subi pour ne plus se révéler que par l'existence de ce pigment ? Mystère, et l'on est amené à se demander si le tanin ne serait pas autre chose qu'un pigment. Ce pigment n'existerait-il pas dans le suc cellulaire au même titre que la chlorophylle, la xanthophylle et la carotine ? Ne le voyons-nous pas apparaître, en effet, à côté de la chlorophylle, dans le tissu palissadique ?

TIGE

Pour étudier la répartition du tanin dans la tige aux différents stades de son développement, nous avons fait une série de coupes dans les divers entre-nœuds, depuis celui situé immédiatement sous le bourgeon terminal jusqu'à celui qui correspond au rameau de l'année précédente, et examiné, de plus, les tiges d'automne et d'hiver des mêmes espèces. Nos observations ont porté sur un certain nombre de plantes. Nous étudierons ici en détail quelques-unes d'entre elles :

Quercus Robur L.

Une coupe faite dans *le premier entre-nœud* d'une tige de chêne nous montre la répartition suivante :

1. — Moelle :

Une solution jaune pâle est répandue dans toute la moëlle, où l'on aperçoit en outre quelques glomérules très clairs. Les glomérules deviennent plus petits dans la zône périmédullaire, sont plus abondants au voisinage des faisceaux de bois primaire et d'une couleur brune plus foncée; cette région est en outre toute imbibée d'une solution pâle.

2. — Faisceaux libéro-ligneux :

Les glomérules de la zône périmédullaire s'engagent dans les rayons médullaires primaires, mais en diminuant d'intensité. Les rayons médullaires secondaires ne contiennent presque pas trace de tanin. Les cellules des faisceaux et des fibres du bois ne renferment pas de tanin. *La zone génératrice libéro-ligneuse* est abondamment remplie d'une solution brune.

Le *liber* renferme à la fois du tanin libre et des glomérules qui se répandent à l'extérieur en formant des trainées se dirigeant vers l'écorce. La plupart s'engagent dans les espaces inter-scléreux, quelques glomérules viennent buter contre les paquets de fibres péricycliques. Les *fibres péricycliques* ne renferment pas de tanin.

3. — Ecorce :

Beaucoup de cellules de la zone interne renferment des glo-

mérules d'intensité variable, mais cependant moins condensés que ceux du liber; dans la zône moyenne, les glomérules continuent à traverser l'écorce et à diminuer d'intensité. Ils augmentent à nouveau d'intensité dans la zone externe, on les voit s'accumuler dans les dernières assises de l'écorce externe.

4. — Epiderme :

Le tanin occupe, sous forme de concrétions souvent très foncées les assises sous-épidermiques et remplit les cellules de l'épiderme.

Dans les *entre-nœuds* suivants, le tanin se répartit de la même façon, mais les glomérules sont légèrement plus clairs, sauf dans le liber, où ils gardent la même intensité jusqu'au sixième entre-nœud.

Coupe d'une tige d'automne : Le *parenchyme médullaire* ne contient que quelques glomérules très pâles. Les glomérules sont de couleur plus intense dans la *zone périmédullaire* et les *rayons médullaires* du bois.

L'assise génératrice libéro-ligneuse est caractérisée par une solution brune, à laquelle se joignent des concrétions. Tout le *liber* est empli à la fois d'une solution brun clair et de glomérules plus foncés.

Phelloderme et assise génératrice subéro-phellodermique : Lorsque l'on examine des coupes où le liège s'est déjà formé, on voit que les cellules de cette région sont bourrées de tanin très combiné. Les parois des cellules du liège sont légèrement teintées, mais l'intérieur des cellules ne contient jamais de glomérules. Ceux-ci, en revanche, emplissent abondamment les cellules du phelloderme, qui joue le même rôle que les assises sous-épidermiques des tiges plus jeunes.

L'épiderme nous apparaît brun foncé.

Juglans regia L.

Premier entre-nœud :

Moëlle. — Nous ne constatons pas ici la moindre trace de tanin. Les *rayons médullaires renferment* quelques glomérules, *quelques cellules de vaisseaux du bois* ont leur parois imprégnées d'une solution brune. Il en est de même pour les pa-

rois des cellules du bois secondaire avoisinant l'assise génératrice.

Le liber renferme des glomérules plus ou moins foncés, surtout près de l'assise génératrice et contre les paquets scléreux qu'ils essayent de tourner, mais sans y parvenir complètement, du fait que l'anneau scléreux est presque continu et le passage des rayons médullaires très resserré entre les masses sclérifiées.

L'écorce *interne et moyenne* renferme peu de tanin. Celui-ci apparaît seulement dans l'assise génératrice subéro-phellodermique, l'épiderme non encore exfolié, de même que les assises sous-épidermiques qui se séparent du liège est rempli du tanin combiné qui s'y était accumulé avant la différenciation de l'assise subéro-phellodermique; on remarque que les cellules du liège, complètement vides, montrent leurs parois légèrement colorées d'une solution de tanin en dissolution.

Deuxième entre-nœud :

La zone périmédullaire nous présente des glomérules jaunes, qui deviennent bruns au voisinage immédiat des faisceaux ; des glomérules brun-jaune se répandent dans les rayons médullaires et se dirigent vers le parenchyme cortical.

L'assise génératrice libéro-ligneuse et le liber sont remplis de concrétions très foncées qui traversent le liber et sont entraînées vers les faisceaux scléreux, contre lesquels ils viennent buter, qu'ils contournent et franchissent en partie par les rayons médullaires.

En arrivant dans l'écorce, ces concrétions diminuent d'intensité, elles vont s'agglomérer dans *l'écorce externe* et *l'assise génératrice subéro-phellodermique*. Cette dernière est très foncée. Petit à petit le tanin contenu dans cette région semble s'éliminer partiellement vers l'épiderme par les parois du liège.

Une coupe dans le troisième entre-nœud est sensiblement identique à celle-ci.

Rameau de l'année précédente :

La zone périmédullaire nous présente des glomérules bruns, assez foncés. Quelques-uns sillonnent les rayons médullaires

primaires; on les constate également, mais plus clairs, dans les rayons médullaires secondaires.

L'assise génératrice libéro-ligneuse présente des concrétions foncées et abondantes dans le voisinage de l'assise génératrice, traversant le liber, rempli d'une solution assez foncée, pour arriver dans l'écorce. Outre les concrétions arrivant du liber, l'écorce est toute imprégnée d'une solution jaune clair de tanin libre.

Les glomérules foncés vont s'amasser dans l'assise génératrice subéro-phellodermique et finalement dans l'épiderme.

Populus nigra L.

Premier entre-nœud :

Des cellules renfermant une solution pâle et des concrétions claires parsèment la moëlle. La *zone périmédullaire* contient quelques glomérules plus foncés, les rayons médullaires du bois sont pleins d'une dissolution jaune.

Le liber est rempli de grains très foncés, abondant particulièrement dans l'assise génératrice, d'où ils se dirigent vers l'écorce en traversant le liber et les espaces inter-scléreux.

Les glomérules abondants de tanins combinés forment dans l'écorce un anneau presque concentrique adossé aux paquets de fibres. Glissant entre ceux-ci, ils sillonnent toute l'écorce, qui est, de plus, imbibée d'une solution jaune, et finalement viennent se localiser dans les assises sous-épidermiques.

2e entre-nœud :

Mêmes dispositions que dans le premier entre-nœud, mais diminution d'intensité dans les couches sous-épidermiques, qui ne présentent plus qu'une teinte brun clair.

3e entre-nœud :

La moëlle est remplie de concrétions de plus en plus grosses au fur et à mesure qu'on se rapproche du centre. Le reste de la coupe montre sensiblement la même disposition et la même intensité que dans le deuxième entre-nœud, mais les masses scléreuses ont augmenté leurs dimensions et ne laissent plus entre elles que de très faibles espaces pour le passage des rayons médullaires.

4e entre-nœud :

La *zone périmédullaire* est très teintée d'une solution pâle; nous ne voyons presque plus de tanin dans les rayons médullaires. Dans le *liber*, la tonalité s'atténue, l'exode se produit toujours vers l'écorce, par les espaces inter-scléreux de plus en plus diminués. Dans *l'écorce externe*, les concrétions moins nombreuses semblent avoir pâli; cinq ou six assises sous-épidermiques et l'épiderme renferment des concrétions nettes et assez foncées.

5e et 6e entre-nœuds :

Ils offrent sensiblement le même aspect que le 4e entre-nœud.

Rameau de l'année précédente :

La coupe a été faite tout au sommet, en réalité dans le nœud lui-même.

La moëlle y apparaît couleur brun chocolat foncé.

Des glomérules extrêmement foncés emplissent la *zone périmédullaire*. Les rayons médullaires dans le bois sont remplis d'une dissolution pâle. *L'assise génératrice* est remplie d'une solution assez foncée, des concrétions abondantes et presque noires se distribuant dans tout le liber. *L'écorce* est bourrée de glomérules provenant des couches libériennes. Sept ou huit assises de *liège* ont leurs parois foncées, comme imprégnées de tanin, qui se localise dans l'épiderme non exfolié, rempli de glomérules très foncés.

Fraxinus excelsior L.

1er entre-nœud :

Moëlle. — Les cellules de la moëlle sont vides au centre, mais leurs parois sont légèrement teintées. Les cellules de la zone périmédullaire renferment en grande partie une solution jaune brun, cette solution se répand nettement à travers les rayons médullaires du bois.

L'assise génératrice et le liber montrent dans toutes leurs cellules une solution brune et une quantité de petits glomérules assez apparents, surtout au voisinage de l'assise géné-

ratrice. Une solution claire envahit toutes les cellules de l'écorce. Une dizaine d'assises de cellules de l'écorce externe contiennent en outre des glomérules augmentant d'intensité au fur et à mesure qu'ils s'éloignent du centre et se rapprochent par conséquent de l'assise génératrice subéro-phellodermique. Les parois des cellules du liège sont légèrement teintées et les glomérules sont très serrés dans l'épiderme.

Des coupes faites dans les 2e et 3e entre-nœuds présentent la même répartition et l'intensité ne varie pas sensiblement. L'assise génératrice libéro-ligneuse se traduit toujours par une teinte nettement plus foncée.

Tige d'automne :

La moëlle y apparaît dépourvue de tanin. Une solution très pâle se répand dans la *zone périmédullaire*, puis dans les rayons médullaires, où elle augmente d'intensité.

La solution s'intensifie encore dans le *liber*, elle s'engage dans les rayons médullaires qui s'épanouissent entre les paquets de sclérenchyme et atteint l'écorce. Une solution pâle s'étend dans *l'écorce externe* pour augmenter nettement d'intensité au voisinage de l'assise génératrice subéro-phellodermique. Les parois du liège sont à peine teintées. L'épiderme est très foncé.

Coupe du rameau de l'année précédente :

Dans une coupe effectuée dans le rameau de l'année précédente, nous voyons : *la zone périmédullaire et l'extrémité des rayons médullaires* caractérisés par une teinte assez foncée. L'intensité augmente le long du parcours des rayons médullaires. Le *liber* est rempli de tanin en dissolution et l'assise génératrice est très foncée. *L'écorce* ne permet pas de déceler de glomérules, mais elle montre toutefois, dans ses parois, une teinte sépia uniforme, légèrement plus claire dans les assises internes que dans les assises externes.

Castanea vulgaris Lamk.

1er entre-nœud :

Quelques cellules de la *moëlle* contiennent de larges glomérules brun clair qui deviennent plus petits et plus foncés

dans la zone périmédullaire et tout à fait bruns dans les rayons médullaires. Dans le *liber*, les glomérules augmentent encore d'intensité, ils émigrent vers l'écorce en franchissant les espaces inter-scléreux. Les trois ou quatre dernières assises de *l'écorce*, les plus externes sont envahies par des concrétions très condensées sous le liège qui commence à se développer.

Dans les *entre-nœuds suivants* nous voyons l'intensité diminuer dans la moëlle, où ne se trouve plus de tanin; les glomérules sont toujours foncés dans le liber, mais plus clairs dans l'écorce et ceci ne varie pour ainsi dire pas jusqu'au 9e entre-nœud.

Tige d'hiver :

Quelques glomérules jaune clair sont parsemés dans la *moëlle ;* quelques glomérules bruns viennent s'ajouter à ceux-ci dans la *zone périmédullaire*, d'où ils s'engagent dans les rayons médullaires du bois. Nous remarquons des concrétions brunes très tassées dans la région de la *zone génératrice*, elles se répandent dans tout le liber, passent entre les paquets scléreux et vont former un cordon foncé à l'extérieur des fibres.

De là, des concrétions sont entraînées, plus claires, à travers l'écorce et gagnent l'écorce externe; elles se massent dans la zone des assises phellodermiqus, où elles deviennent très foncées. Les parois des cellules du liège apparaisent teintées et l'épiderme très foncé.

Nous avons retrouvé, sensiblement, avec quelques variantes spécifiques, la même répartition du tanin dans les coupes effectuées dans des tiges de Charme, Orme, Saule, Oranger, Althaea, étudiées aux différents stades de leur développement. Des tiges de Hêtre, Tilleul, Amandier, Noisetier, Abricotier, Figuier, Lilas, Fusain, Staphylaea, Sureau, Laurier, Rosier, Lierre, Mauve, Hortensia, Gui, considérées en automne, montrent également une disposition analogue aux exemples examinés ci-dessus en détail.

Pour terminer l'étude des tiges, nous allons considérer encore trois exemples de tiges âgées de quatre et cinq ans.

Platanus occidentalis L.

Nous avons fait des coupes à trois niveaux de l'entre-nœud : au sommet, au centre et à la base.

1° Immédiatement au-dessous du nœud supérieur :

La moëlle ne contient pas trace de tanin; des glomérules foncés forment un anneau presque continu dans la zone périmédullaire, d'où ils s'engagent dans les rayons médullaires. En suivant le parcours de ceux-ci, ils s'éclaircissent d'abord pour s'intensifier de nouveau en approchant de l'assise génératrice libéro-ligneuse, où ils se combinent avec des matières organiques dissoutes dans la sève brute.

L'assise génératrice est remplie d'une solution brune et de glomérules de tanin combiné.

Le parcours des rayons médullaires du bois est nettement dessiné par des glomérules bruns parfois très foncés. La *zone génératrice* est envahie par une solution brune, qui remplit trois ou quatre assises de cellules. Dans le liber sont répandues des concrétions d'intensité variable, dont quelques-unes très foncées.

On peut suivre la trace des rayons médullaires se prolongeant à travers le liber et les fibres pour s'épanouir dans l'écorce. Les glomérules s'amassent dans l'écorce externe, qui apparaît d'une teinte homogène brun noir.

2° Coupe au milieu de l'entre-nœud :

Elle nous montre la même répartition des composés tanniques, mais avec une intensité *beaucoup plus faible* en quantité et en coloration.

3° Coupe longitudinale dans le nœud :

Cette coupe longitudinale confirme les résultats précédemment énoncés pour la coupe transversale faite au voisinage du nœud.

Platanus orientalis L.

Tige de 4 ans :

Contrairement à ce que nous avons remarqué jusqu'à présent, la moëlle contient des glomérules foncés répandus dans

toute sa surface, mais ces cellules tannifères sont plus petites que les autres cellules de la moëlle et elles sont vraisemblablement encore vivantes.

Nous voyons les glomérules groupés au voisinage des rayons médullaires, dans la zone périmédullaire; le tanin semble déversé par les rayons médullaires, dont les extrémités s'épanouissent dans l'écorce et montrent des lignes de petits glomérules bruns.

Les rayons médullaires contiennent quelques concrétions parfois très foncées.

L'assise génératrice présente de nombreux glomérules, qui se dirigent à travers le liber vers les espaces inter-scléreux qu'ils franchissent. Les concrétions se répandent dans toute *l'écorce*, qui en est littéralement bourrée. Le phelloderme et l'assise génératrice subéro-phellodermique en sont remplis. Les parois du liège sont seulement teintées.

Tilia Sylvestris Desf. (Tige de 5 ans)

Moelle :

Ici encore, nous constatons la présence de quelques glomérules assez condensés dans la moëlle, mais toujours dans de petites cellules du parenchyme médullaire. La *zone périmédullaire* est marquée par un anneau continu, double par endroits, et émettant quelques courts prolongements vers l'intérieur de glomérules assez petits et foncés. Les rayons médullaires du bois renferment de nombreuses concrétions, allant du brun assez clair au brun foncé. Ces glomérules foncés sont parfois tellement tassés qu'ils forment des lignes continues presque noires, particulièrement nettes dans les rayons médullaires primaires. *L'assise génératrice* contient des glomérules, mais en très faible quantité. Le liber et les rayons médullaires montrent ici une disposition spéciale; le liber forme des triangles ayant leur base contre l'assise génératrice et leur sommet contre l'écorce, entre ces paquets triangulaires de liber s'épanouissent les rayons médullaires primaires, qui présentent également la forme de triangle, mais ayant alors leur sommet contre l'assise génératrice. Nous y distinguons très nettement les assises successives de liber sépa-

rées d'ailleurs par des concrétions brunes assez claires, formant ainsi des arcs concentriques; ces concrétions semblent rejetées par compression de chaque côté des arcs et viennent se joindre aux concrétions des rayons médullaires pour marquer avec ces dernières, d'une manière très apparente, le tracé des côtés des angles. Quelques glomérules forment aussi des arcs concentriques dans les rayons médullaires, mais moins nombreux et surtout beaucoup plus pâles.

Tous ces glomérules viennent former des assises concentriques très intenses dans *l'écorce* et dont l'intensité s'accroît encore dans la zone phellodermique. Les parois du liège sont teintées de brun et l'épiderme, lorsqu'il existe encore, apparaît très foncé.

RESUME

Les coupes faites dans les différents entre-nœuds, au cours du développement de la tige, nous permettent de constater que le tanin apparaît toujours dans les mêmes tissus et subit des variations identiques.

Les coupes effectuées dans le premier entre-nœud, au-dessous du bourgeon terminal, marquent, en général, une plus grande intensité, intensité qui diminue dans l'entre-nœud suivant et se maintient sensiblement la même jusqu'au rameau de l'année précédente, où nous remarquons de nouveau une intensité plus grande de ce corps. Les coupes d'automne marquent ainsi généralement une légère diminution en quantité et en intensité.

Le tanin apparaît sous forme de dissolution pâle dans la moëlle des coupes jeunes, puis sous forme de concrétions; il y disparaît au fur et à mesure du développement de la tige. Nous ne le voyons plus finalement que localisé dans la zone périmédullaire, où il semble être venu se condenser. Le tanin paraît donc fuir les cellules de la moëlle au fur et à mesure de leur développement et les abandonner lorsqu'elles ont résorbé leur contenu. Ceci concorde bien avec le fait constaté jusqu'à présent : *jamais de tanin dans les cellules mortes.*

Les concrétions groupées dans la zone périmédullaire glissent peu à peu vers les rayons médullaires primaires du bois et y pénètrent en partie.

Les parois des vaisseaux du bois sont quelquefois teintés, mais jamais la présence du tanin n'a pu être constatée à *l'intérieur* des vaisseaux, ni des fibres du bois. Quelques cellules ligneuses peuvent accidentellement contenir des glomérules tannifères, d'ailleurs, en les examinant de plus près, nous constatons que ces cellules sont destinées à constituer des rayons médullaires secondaires.

La zone de l'assise génératrice libéro-ligneuse est souvent baignée d'une solution pâle, mais renferme toujours des concrétions foncées qui se mêlent à celles du liber, émigrent vers les espaces inter-scléreux qu'elles franchissent en diminuant d'intensité puis se répandent dans l'écorce en traînées parfois très visibles, pour aller se localiser dans l'écorce externe, dans le phelloderme et l'assise génératrice subéro-phellodermique, quand ces régions sont différenciées, et où elles sont alors très nombreuses et condensées. Une partie de ces glomérules est dissoute et traverse les parois des assises du liège pour aller se condenser à nouveau sous et dans l'épiderme.

Il est facile de comprendre que, au fur et à mesure de la différenciation des tissus, le tanin simple ou combiné est entraîné du centre vers la périphérie. Il semble que le tanin combiné est beaucoup moins soluble que le tanin libre, il forme souvent des agglomérations dans la zone périmédullaire, à l'extrémité des rayons médullaires, qu'il ne peut toujours franchir. De même, nous trouvons souvent des glomérules butés contre les arcs scléreux au sommet du liber primaire.

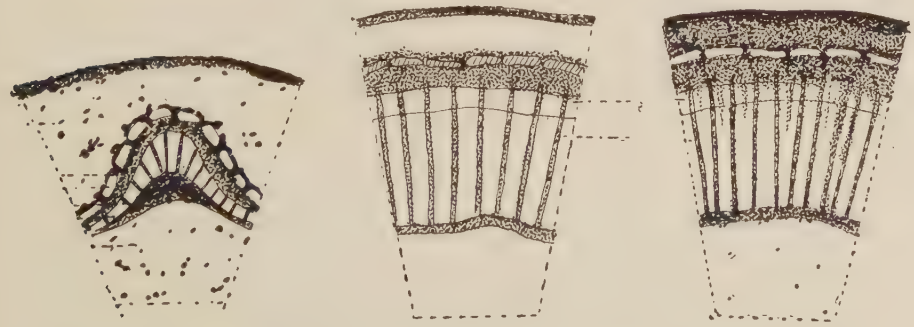


Fig. 8. — Schémas de tiges de Tilleul faisant ressortir la répartition du tanin par rapport aux saisons : à gauche, au printemps; au centre, en été; à droite, à l'automne.

L'examen des tiges de tilleul, de chêne, etc..., sous ce rapport, est très explicatif, on y constate même que le tanin combiné, quand le liège est formé, vient buter sous forme de glomérules et s'amasser contre l'assise génératrice de celui-ci, où il forme un nouveau barrage protecteur contre les invasions parasitaires extérieures lorsque l'épiderme est exfolié. Il arrive parfois que ces deux coupes présentent en même temps les couches : épiderme et zone sous-phellodermique, elles sont alors séparées par les cellules du liège, qui ne contiennent aucun glomérule de tanin, mais dont les parois colorées en contiennent encore en dissolution.

Les différences constatées dans la localisation du tanin des exemples décrits proviennent de ce que les coupes ont été effectuées à des niveaux différents des entre-nœuds. L'intensité varie en effet avec le niveau de la coupe dans l'entre-nœud. Pour vérifier ceci, nous avons fait des coupes à trois niveaux différents : directement au-dessous du nœud supérieur, au milieu de l'entre-nœud et au voisinage immédiat du nœud inférieur. Nous y avons remarqué un minimum très net dans la coupe du milieu, ce qui nous montre que le tanin s'accumule au voisinage des nœuds où prennent naissance les bour-

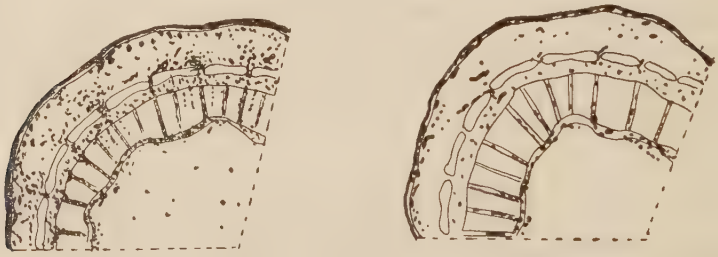


Fig. 9. — Tige de Chêne : à gauche, au sommet d'un entre-nœud; à droite, au milieu de l'entre-nœud.

geons et où aboutissent les feuilles. Des coupes longitudinales effectuées dans les nœuds sont venues confirmer cette disposition.

Les coupes réalisées dans les tiges très âgées présentent encore les mêmes variations, mais il apparaît un peu invraisemblable, à première vue, que la moëlle d'une tige âgée de Platane soit encore ainsi pourvue de tanin dans la zone externe.

Ceci s'explique cependant, en observant qu'en effet la pression par les couches successives de bois se fait de plus en plus intense, à mesure que la tige devient plus âgée, les rayons médullaires sont de plus en plus comprimés, de sorte que l'exode des composés tanniques par ces rayons médullaires devient de plus en plus difficile, et ces composés, au lieu de suivre leur voie normale, sont alors rejetés vers l'intérieur de la tige dans la moëlle; d'ailleurs, la région la plus chargée est bien toujours la zone périmédullaire, et de plus nous avons constaté que les cellules qui renferment des composés tanniques sont de dimensions inférieures aux autres cellules du parenchyme médullaire ; il semble donc tout à fait logique de supposer que ces cellules n'ont pas encore résorbé leur contenu et qu'elles sont par conséquent encore vivantes, mais de plus en plus comprimées, cette compression, dans les troncs âgés, entraînant même finalement la disparition totale de la moëlle. Il arrive souvent, en outre, que le sclérenchyme, dans les tiges âgées, finit par former un anneau à peu près ininterrompu. Le tanin entraîné par le courant aqueux vient buter contre cet obstacle. N'ayant d'autre porte d'échappement, il est refoulé dans les rayons médullaires vers la moëlle, aidé de plus dans cette direction par la pression de deux masses ligneuses émanant de l'accroissement du cylindre central.

L'examen détaillé de toutes ces coupes de tiges effectuées aux différentes époques de leur développement nous permet de constater l'existence de deux courants différents du tanin :

1° *Un courant descendant par le liber,* en admettant, avec Michel Durand, que la sève élaborée entraîne avec elle le tanin formé dans les feuilles. Ce tanin semble très nettement s'accumuler dans les nœuds de la tige; un examen plus détaillé, quant aux bourgeons, nous permettra de mieux comprendre cette localisation;

2° *Un mouvement centrifuge, de la moëlle vers l'écorce,* ce deuxième courant s'explique très facilement en admettant, avec L. Haumann, l'existence des zones de sous-imbibition qui existent dans la tige comme dans les feuilles. Haumann considère que l'eau contenue dans les vaisseaux, à quelque niveau que ce soit, est continuellement sollicitée transversa-

lement à pénétrer dans les tissus sous-imbibés qu'elle traverse.

Parlant de la circulation extra-vasculaire, le même auteur rappelle les expériences de Blackmann, dont les conclusions généralement admises sont : que les liquides passent à travers les cellules, traversant successivement : membrane, cytoplasme, vacuole, cytoplasme, membrane, ce qui détermine une sorte de constant lavage des cellules par une quantité considérable d'un liquide très dilué. Il oppose à cette interprétation que la sève ne circule, au contraire, en dehors des vaisseaux que par les membranes, autour des cellules, par conséquent, et que celles-ci turgescentes quand les membranes sont et restent saturées, sont comparables à des amibes qui vivraient dans les mailles d'un réseau parcouru par un liquide perpétuellement entraîné, en raison de sa cohésion, vers les parties les plus sous-imbibées. Chaque cytoplasme prend donc et abandonne au liquide imbibant sa membrane ce que sa perméabilité lui permet ou l'oblige à chaque moment d'y puiser ou d'y déverser.

Ceci nous explique que dans les tiges : le tanin élaboré par le suc cellulaire en contact avec la membrane est entraîné par le liquide qui entoure celle-ci, dissout et drainé par lui vers les parties les plus sous-imbibées, c'est-à-dire en réalité des vaisseaux vers l'écorce et l'épiderme.

Signalons encore que dans les tiges nous constatons que les composés tanniques sont particulièrement abondants dans les régions des zones génératrices, c'est-à-dire dans les régions où les divisions cellulaires sont très intenses et que l'accumulation dans les assises sous-épidermiques est en relation également avec la présence de la chlorophylle.

BOURGEONS

Les coupes effectuées dans les bourgeons terminaux nous montrent tous les tissus baignant dans une solution de tanin.

Examinons la répartition de ce tanin dans quelques exemples.

Une coupe longitudinale faite dans un bourgeon terminal nous permet de distinguer trois régions au point de la localisation des composés tanniques :

1° L'extrémité de la tige, la partie immédiatement sous-jacente au bourgeon;

2° La zone méristémateuse;

3° Les feuilles et les écailles du bourgeon.

Castanea Vesca

1° Extrémité de la tige :

L'extrémité de la tige est remplie de glomérules bruns assez clairs dans la moëlle, mais auxquels se joignent des concrétions très foncées dans le liber. Ces concrétions deviennent plus foncées encore, presque noires et s'élargissent dans l'écorce, où elles forment de véritables traînées qui viennent buter contre les assises du liège, dont seules les parois des cellules apparaissent un peu teintées. L'épiderme forme une ligne brun-noir. Nous pouvons aisément suivre des files de cellules remplies de tanin condensé plus ou moins intense suivant les tissus considérés depuis le centre de la moëlle jusqu'au liège, ce qui nous prouve bien une fois de plus le mouvement centrifuge du tanin.

2° Zone méristémateuse :

La zone méristémateuse nous apparaît entièrement imbibée d'une solution tannique jaune pâle, parsemée de glomérules brun clair. Seuls quelques groupes de cellules allongées sont complètement dépourvus de tanin, ce sont ceux qui donneront naissance aux tissus ligneux.

3° Feuilles et écailles :

Les concrétions brunes des méristèmes augmentent d'intensité et viennent se localiser à la base et sur toute la hauteur des feuilles du bourgeon et leur couleur se fonce au fur et à mesure que nous considérons les feuilles de plus en plus externes.

Les concrétions se répandent dans tout le mésophylle des feuilles intérieures avec une intensité assez faible, beaucoup plus marquée toutefois dans l'épiderme externe de la feuille. Si nous examinons les feuilles recouvrant ces premières feuilles centrales, nous voyons l'intensité augmenter progres-

sivement dans le mésophylle et devenir de plus en plus apparente dans le parenchyme et l'épiderme externe de ces feuilles. Finalement, les feuilles les plus extérieures du bourgeon et les écailles se montrent gorgées de tanin très condensé et très intense, elles sont limitées par une épaisse ligne continue, large, recouvrant trois ou quatre assises de cellules à l'extérieur, et les poils garnissant les épidermes en sont tellement remplis qu'il nous présentent une couleur homogène brun foncé.

Quercus robur L.

Une coupe longitudinale du bourgeon de chêne nous montre une répartition analogue à celle que nous venons de décrire pour le châtaignier, avec une intensité cependant plus marquée. La zone méristémateuse contient des glomérules plus foncés, les feuilles de même; la base et la partie externe de celles-ci sont remplies de tanin encore plus concentré.

Evonymus japonicus Thunb.

1° Extrémité de la tige :

La région de la tige immédiatement sous-jacente au bourgeon est très riche en tanin, qui se présente uniquement sous forme de glomérules jaune et brun, emplissant tous les tissus du centre de la tige à la périphérie et de plus en plus foncés vers celle-ci.

2° Zone méristémateuse :

Ici encore nous voyons des glomérules d'intensité variable noyés dans une solution claire de tanin libre.

3° Feuilles-écailles :

Les glomérules des méristèmes viennent s'amasser et se condenser à la base des feuilles, ils s'accumulent dans la partie extérieure de celles-ci, leur partie intérieure est remplie de petits glomérules jaunes. Nous constatons également l'abondance de tanin très condensé dans la partie extérieure des écailles.

Une répartition identique des composés tanniques a été remarquée pour des coupes de bourgeons terminaux de Ginkgo,

Noyer, Tilleul, Frêne, Peuplier, Figuier, Amandier, Abricotier, Noisetier, Sureau, Lilas, Laurier, Hortensia, Gui.

Bourgeon latéral de Rosa multiflora Thunb.

Toutes les coupes examinées jusqu'à présent sont relatives à des bourgeons *terminaux ;* considérons maintenant une coupe faite dans un nœud d'une tige de rosier, nous montrant aussi un bourgeon *latéral* coupé longitudinalement. Il s'agit d'ailleurs d'un très jeune bourgeon chez lequel les feuilles sont à peine indiquées.

L'intensité du tanin augmente très sensiblement dans l'écorce au niveau du nœud et dans toute la région qui entoure celle où le bourgeon commence à se développer. Ce dernier apparaît bourré de tanin, toute sa partie extérieure est brun très foncé, presque noire. La base du bourgeon est également remplie de tanin très condensé. Quant à la zone des méristèmes, plus claire, elle ne contient que du tanin en solution pâle.

Tilia sylvestris Desf.

Une coupe longitudinale effectuée dans *un nœud d'une tige* âgée de tilleul nous permet encore de constater l'abondance de tanin dans toute la région de l'écorce, du liber, des rayons médullaires et de la moëlle, de la tige qui avoisine la base du bourgeon; la zone méristémateuse est remplie d'une solution brun jaune, qui devient brune à la base des feuilles du bourgeon et qui se répand dans toute la surface de celles-ci avec une intensité nettement plus marquée sur la partie extérieure, et ceci surtout pour les feuilles externes.

Salix purpurea L.

Même répartition dans une coupe longitudinale faite dans un *nœud de tige âgée de Saule,* mais avec une intensité peut-être encore plus marquée que dans le Tilleul.

Nous remarquons donc pour les bourgeons latéraux, même sur des tiges âgées, une abondance marquée du tanin au voisinage du bourgeon, formant une gaine protectrice à l'abri de laquelle le bourgeon peut se développer.

RESUME

La partie sous-jacente des bourgeons est littéralement bourrée de tanin, tanin en solution qui remplit toutes les cellules, et tanin en glomérules répartis jusqu'au centre et toujours très abondants dans la partie sous-corticale. Le méristème est généralement rempli d'une solution qu'il distribue dans la masse du bourgeon, mais à laquelle viennent quelquefois s'ajouter des concrétions claires qui se groupent et s'intensifient à la base des feuilles, puis se répandent en partie dans celles-ci, mais toujours avec un maximum sensible vers l'épiderme externe.

Les feuilles du centre du bourgeon ne contiennent presque que du tanin en dissolution pâle, sauf dans l'épiderme externe où déjà une dissolution plus foncée, à laquelle commencent à se joindre des glomérules foncés, marque la présence de tanin combiné.

Les éléments qui entourent ces premières feuilles centrales localisent plus fortement le tanin sur leur bord externe et les écailles ou les feuilles les plus extérieures en sont remplies dans toute leur épaisseur, mais avec une accumulation de glomérules de plus en plus foncés, presque noirs, de tanin combiné, dans leurs parenchyme et épiderme externes. Les poils, quand ils existent, en sont gorgés. (1).

Il semble que le tanin apparaisse ici comme un produit de déchet, résidu de l'activité cellulaire intense dont la région des méristèmes est le siège. L'appel d'eau qui se fait lors de l'éclosion des bourgeons le dissout en partie, cette solution se répand dans les feuilles; de plus, le courant qui s'établit du centre vers la périphérie, c'est-à-dire vers les régions sous-imbibées, l'entraîne plus spécialement contre les parois externes des éléments foliaires.

Ce maximum d'intensité des composés tanniques dans l'épiderme externe des feuilles paraît alors jouer un rôle de protection contre les agents atmosphériques et les invasions parasitaires et se localise alors naturellement dès le début de la formation des organes dans les parties externes, c'est-à-dire

(1) Voir les trois figures en haut de la planche.

celles qui seront les plus exposées lors de l'éclosion et des premiers temps de l'évolution du bourgeon.

RHIZOMES

Après avoir étudié la localisation du tanin dans la feuille et la tige, il nous a semblé logique d'examiner comment il se répartit dans les rhizomes.

Nous nous sommes pour cela adressé à un certain nombre de plantes, telles que : Petasites, Convallaria, Polypodium, Equisetum, Chiendent, etc...

Petasites fragrans Presl.

1° Bourgeon :

Le bourgeon du rhizome présente, au point de vue de la répartition du tanin, le même aspect que le bourgeon terminal de la tige aérienne.

Le tanin en dissolution claire dans la zone méristémateuse s'amasse et se condense à la partie extérieure des feuilles du bourgeon du rhizome.

2° Rhizome :

Une coupe transversale du rhizome présente l'aspect suivant :

Presque toutes les cellules de la *moëlle* contiennent une dissolution excessivement pâle. Les *rayons médullaires* du bois renferment des glomérules bruns assez foncés, les vaisseaux en sont dépourvus. Le *liber* contient aussi des glomérules, mais localisés particulièrement dans la partie extérieure, près de l'écorce. Les rayons médullaires qui entourent et séparent ces faisceaux ont leurs cellules remplies d'une solution jaune pâle.

Les cellules de *l'écorce interne* sont envahies par une solution pâle, ainsi que par des glomérules clairs; ces glomérules augmentent d'intensité et deviennent de plus en plus foncés à mesure qu'ils arrivent vers l'épiderme rempli de concrétions très foncées (1).

---

(1) Voir planche, fig. 4.

Convallaria malalis L.

1° Coupe transversale dans le bourgeon du rhizome :

Cette coupe nous montre toutes les feuilles du bourgeon complètement remplies par une solution jaune pâle, qui devient brune dans l'épiderme extérieur des feuilles les plus externes. Une coupe longitudinale de l'extrémité du bourgeon confirme ces résultats.

2° Coupe transversale dans la tige du rhizome :

Nous ne voyons presque pas de tanin, une solution à peine jaune dans le liber des faisceaux, l'épiderme est brun clair.

Agave mexicana L.

Une coupe de la *partie terminale* nous montre les *feuilles du bourgeon* envahies par une solution très pâle, devenant brune dans l'épiderme extérieur.

L'axe du rhizome présente dans toute sa surface une solution jaune brun nettement plus marquée dans l'épiderme et quelque très rares glomérules dans le liber.

Cynodon dactylon Pers.

L'axe du rhizome contient une solution jaune brun dans le liber des faisceaux, la zone extérieure au cylindre central et l'écorce externe; l'épiderme apparaît brun par endroits.

Polygonatum vulgare Desf.

Une solution jaune remplit toute la coupe. L'épiderme seul est brun.

Polypodium vulgare L.

Une coupe transversale du rhizome nous fait voir une solution jaune emplissant toutes les cellules et de nombreux glomérules bruns répandus dans tous les tissus, concrétions devenant très foncées dans l'épiderme.

Equisetum hiemale L.

La coupe transversale du rhizome nous révèle une solution jaune dans tout le parenchyme, solution se foncant et devenant brune au voisinage des faisceaux et des endodermes. L'épiderme et les deux ou trois dernières assises sous-épidermiques sont caractérisées par une solution brun foncé.

RESUME

Nous remarquons, d'après l'examen de ces coupes, que le tanin est moins foncé et moins abondant dans les rhizomes que dans les tiges aériennes. Il est plus particulièrement localisé dans le liber, les rayons médullaires et dans la zone corticale avoisinant les faisceaux libéro-ligneux, de même que dans l'épiderme. Nous constatons toutefois dans toutes ces coupes la présence toujours abondante du tanin dans l'épiderme, présence qui explique le rôle protecteur qui a été déjà signalé dans plusieurs cas.

Les bourgeons des rhizomes présentent les mêmes caractères que les bourgeons terminaux des tiges aériennes; ces bourgeons viennent éclore au voisinage de la surface et même à l'air libre, de sorte que les mêmes facteurs entrent en jeu : un rôle de protection évident, entraînant un apport très conséquent dans ces régions exposées, qui sont également le siège d'une grande activité cellulaire, ce qui nous explique l'analogie de la répartition des composés tanniques dans les deux cas.

FLEUR

Examinons maintenant comment se répartit le tanin dans les différentes parties de la fleur au fur et à mesure de son développement.

Bouton floral de Laurus nobilis L.

1° Coupe longitudinale faite a la base du bouton floral :

Remarquons en premier lieu un apport très net de tanin par le pédoncule floral, ce tanin se masse particulièrement à

la base des feuilles. La zone méristémateuse est toute teintée par une solution brun clair. Les feuilles florales : pétales et sépales, qui commencent à se développer, nous laissent voir du tanin en dissolution occupant toute leur surface, cette solution devient très foncée sur le bord et à la base de ces feuilles. L'intensité est plus grande sur le bord intérieur des feuilles externes, puis elle devient égale et inférieure.

2° Coupe transversale effectuée a la base du bourgeon :

Nous distinguons sur cette coupe, au centre, le pédoncule floral, de chaque côté de ce pédoncule nous voyons des bourgeons dormants, puis nous distinguons dans l'alternance et en dehors de ces bourgeons des feuilles florales. Le pédoncule floral est envahi par une solution claire s'intensifiant sur les bords extérieurs où prennent naissance les deux feuilles, ces deux régions sont remplies d'une solution brune très foncée. Les feuilles ont leur base, leur point d'attache au pédoncule, très foncé. Toute leur épaisseur comporte une solution pâle s'intensifiant dans les rayons médullaires des faisceaux libéro-ligneux et sur le bord externe des feuilles.

Bouton floral de Fuchsia arborescens Sims.

1° Ovaire :

Dans les carpelles, l'épiderme extérieur comprend du tanin très foncé qui remplit deux ou trois assises. Le parenchyme montre quelques glomérules plus clairs, augmentant de nouveau d'intensité autour des faisceaux et à l'intérieur de ceux-ci, dans le liber. L'épiderme interne forme une ligne plus foncée. La région des placentas est bourrée de tanin.

Dans les ovules, le tanin qui est amassé dans la région des placentas se répand dans l'ovule en une solution pâle, mais qui devient très foncée dans la partie extérieure de l'ovule et forme également une zone très foncée à l'intérieur, en bordure du nucelle, ceci dans une région où la division cellulaire est très intense.

2° Coupe dans l'étamine :

Une coupe effectuée dans l'étamine nous la montre remplie d'une solution jaune, devenant brune dans l'épiderme.

3° Coupe de pétale et de sépale :

Des glomérules bruns sont répartis dans les deux épidermes, mais particulièrement dans l'épiderme externe. Quelques concrétions pâles se localisent dans le parenchyme, baigné d'une solution claire dans sa totalité; ces concrétions sont plus foncées dans le liber et dans les rayons médullaires.

Bouton floral de Pæonia Moutan Sims.

Une coupe longitudinale effectuée dans un bouton floral de pivoine nous permet de constater une localisation du tanin identique à celle que nous avons examiné dans le bouton floral de *Laurus nobilis*. Ici encore, la zone méristémateuse est toute imprégnée d'une solution claire. Il y a aussi apport de tanin par le pédoncule floral, tanin qui se localise à la base des feuilles florales et dans la partie extérieure de celles-ci; une solution jaune remplit le reste de ces feuilles, dont l'épiderme externe se révèle plus foncé.

Inflorescence de Ricinus communis L.

Fleur femelle fécondée avec trois ovules. — La région externe des carpelles est occupée par une solution très foncée, qui envahit également les nombreux poils. Une solution jaune, dans laquelle on distingue des glomérules foncés, garnit toute l'épaisseur des carpelles. L'épiderme *intérieur* et la région des placentas sont très foncés. Les ovules sont entourés d'une gaine protectrice très foncée, qui n'est plus qu'une solution jaune plus intense à la limite du nucelle.

Fleur adulte de Fuchsia arborescens Sims.

La répartition du tanin dans une coupe de l'ovaire est identique à celle signalée pour la fleur en bouton, avec cependant une intensité plus faible. Les glomérules s'éclaircissent, sauf dans l'épiderme extérieur.

Dans l'étamine, le tanin est également plus clair, les pétales et les sépales offrent aussi le même aspect.

RESUME

La localisation du tanin dans le bouton floral est semblable à celle que nous avons décrite pour les bourgeons feuillus.

Le tanin est abondant dans les méristèmes; il se répand dans les tissus jeunes et cherche particulièrement à gagner la région extérieure des feuilles, où il devient très condensé, et il semble jouer ici encore un rôle protecteur très manifeste.

Dans l'ovaire et dans l'étamine, nous voyons le tanin abondant dans l'épiderme externe, au voisinage des placentas et des sacs polliniques, c'est-à-dire dans les régions où la division cellulaire est intense. Dans l'ovule, nous le voyons encore former une gaine protectrice et se localiser à la limite du nucelle, où il y a aussi division cellulaire intense. Les téguments contiennent des glomérules assez foncés formant dans la partie extérieure du tégument externe une couche protectrice très marquée qui entourera la graine.

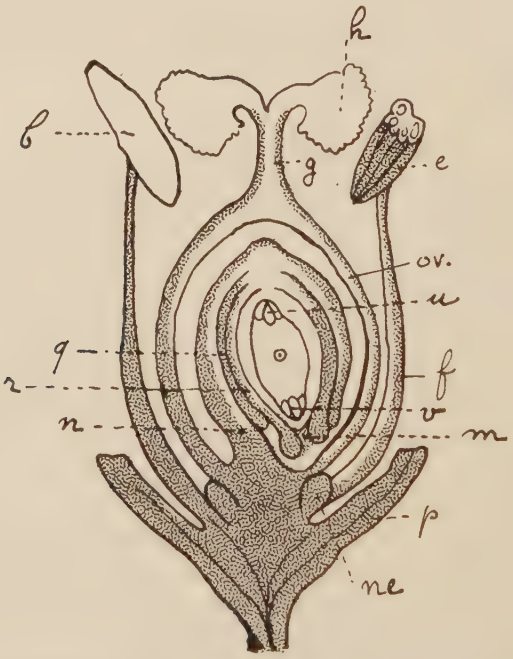


FIG. 10. — Schéma d'un ovule d'après Sachs; nous y avons figuré la distribution du tanin dans ses différentes parties : *h* stigmate, *b* anthère, *ov* ovaire, *p* périanthe, *ne* nectaires, *n q* téguments externe et interne, *u* antipodes, *v* synergides, *g* style.

FRUITS

Nous avons étudié comment se répartit le tanin dans le bouton floral, observons maintenant le développement au fur et à mesure que la fleur, après les phénomènes de la fécondation, se transforme, nous examinerons ainsi cette répartition chez des fruits excessivement jeunes, que nous suivrons au début de leur évolution.

Fuchsia arborescens Sims.

1° Fruit très jeune :

Ici encore, nous voyons qu'il y a apport de tanin par le pédoncule, la zone centrale de la coupe transversale effectuée à la partie inférieure de l'ovaire est bourrée de tanin très foncé, surtout dans le tissu conducteur libérien, le tanin semble se répartir d'abord au voisinage des placentas, d'où il va se condenser dans les ovules qui se développent et se transforment; dans ceux-ci, il se localise toujours à la base, dans la partie extérieure et dans la région du nucelle. Le tanin provenant du pédoncule se dirige en outre à travers les parois des carpelles vers l'épiderme. Il remplit d'une masse foncée et homogène les trois ou quatre dernières assises sous-épidermiques et l'épiderme.

2° Fruit plus développé :

La répartition du tanin est la même que dans le cas précédent, mais l'intensité en est atténuée.

3° Fruit arrivé presque a maturité :

L'intensité du tanin s'atténue de plus en plus. Le tanin est toujours visible dans les mêmes régions, mais il n'a plus que l'apparence d'une solution assez pâle, sauf dans la région épidermique, où elle est très foncée. Il est également brun dans le tégument des graines.

Solanum laciniatum Ait.

1° Fruit très jeune :

Des granulations jaunes et brunes sont répandues dans toute la coupe. Elles se massent tout particulièrement dans

les régions des placentas. Nombreuses et foncées à la base et à la partie extérieure des ovules, elles sont également très apparentes dans l'épiderme extérieur des carpelles.

2° Fruit arrivé presque a maturité :

La localisation du tanin est toujours la même, mais avec une intensité atténuée, à part la couche épidermique et le tégument externe des graines.

L'examen successif de coupes de fruits de Géranium, Lycopersicum, Mirabilis, Ruta, Berberis, Helleborus, Hypéricum, Campanula, Citrus, nous a permis de constater toujours la même localisation du tanin, tandis que les variations d'intensité s'effectuent toujours dans le même sens. Nous terminerons cette étude en examinant deux exemples de drupes : Pêcher et Cerisier.

Amygdalus Persica L.

Une coupe de Pêcher, faite dans un fruit très jeune, chez lequel le noyau n'est pas encore formé, nous montre une très grande abondance de tanin localisé surtout tout autour de la partie centrale, non encore différenciée : dans l'endocarpe et le mésocarpe, c'est-à-dire dans la région qui donnera naissance au noyau. Cette région est le siège d'une division cellulaire très active. Une solution pâle est répandue dans le péricarpe, localisée avec plus d'intensité dans la partie tout à fait extérieure du fruit.

Cerasus avium Moench.

Une solution brun clair remplit tout le péricarpe, elle augmente graduellement d'intensité dans la zone extérieure, les dernières assises de l'épiderme sont brun foncé.

Le noyau est en voie de formation, nous voyons se dessiner sur son pourtour une gaine brune très foncée de tanin, qui jouera certainement un rôle protecteur, mais qui peut aussi avoir pour origine la division cellulaire très active en cette région et dont il représenterait alors un déchet.

Diospyros Kaki L.

Un autre exemple de fruit étudié, encore très intéressant, est celui du Kaki, car la coupe en a été faite dans un fruit mûr. Une coupe longitudinale effectuée à la base du fruit montre qu'après la maturation du fruit le tanin est localisé dans le réceptacle, dans la colonne de tissu lâche qui, partant de celui-ci, traverse le fruit dans sa hauteur et dans le calice qui en est bourré. Ce tanin, non transformé par la maturation, n'a pu redescendre dans la tige, vu la zone sclérifiée déjà formée par où se détachera le fruit et qui forme obstacle à l'entraînement des matières sucrées et dérivées.

RESUME

Nous constatons toujours un maximum très marqué de tanin dans les fruits jeunes, il semble former autour de ceux-ci une gaine protectrice qui les met à l'abri de l'invasion parasitaire, de l'attaque des insectes et des animaux en général.

Ce tanin semble apporté au début par les tissus du pédoncule, il se localise au point d'attache des graines, il est très abondant, surtout à la partie extérieure de celles-ci, où il paraît devoir jouer un rôle protecteur. Le tanin qui ne s'amasse pas dans les graines se dirige ensuite à travers les parois transversales vers le péricarpe, où il formera alors la gaine protectrice externe signalée plus haut. Nous remarquons la similitude de répartition du tanin dans ces dernières coupes avec celle étudiée dans les fleurs, cela s'explique aisément, car les fruits que nous avons étudiés étaient jeunes, de sorte qu'en réalité nous avons suivi le développement des fleurs fécondées.

Dans les fruits, comme dans toutes les parties de la plante, le tanin est particulièrement abondant dans les régions où la division cellulaire est la plus intense; mais, de plus, nous constatons encore le mouvement centrifuge dans le fruit du tanin depuis le centre vers la périphérie, c'est-à-dire toujours vers les régions sous-imbibées.

RACINE

Pour établir la répartition du tanin dans la racine, nous avons successivement examiné des racines à différents stades de leur développement.

1° Très jeunes (germinations);

2° Moyennement développées (plante ayant 3 ou 4 feuilles);

3° Agées (plante adulte).

I

Nous avons comparativement examiné des germinations intentionnellement faites sur sable stérilisé et des germinations sur substratum normal.

Germinations de Pisum Sativum L. et de Phaseolus vulgaris L. sur sable stérilisé.

La répartition du tanin a été observée dans des germinations effectuées à une température voisine de 25° pendant des durées augmentant progressivement, nous ne pouvons y déceler que des traces de ce corps. Des germinations de six jours de Haricot montrent une teinte jaune, excessivement pâle, répartie dans toutes les cellules. La racine de la *germination de huit jours* renferme une solution à peine perceptible dans l'écorce interne et externe. Des coupes de douze jours et trois semaines offrent une intensité légèrement croissante dans l'épiderme, mais toujours très pâle.

L'examen des coupes correspondantes de Pois ne laisse voir qu'une solution à peine apparente, d'abord localisée uniquement dans la partie externe du cylindre central et de l'écorce, puis s'étendant à toute la coupe et qui devient, avec la croissance, légèrement plus marquée dans l'épiderme.

Ces germinations ont été effectuées sur du sable stérilisé, c'est-à-dire sans possibilité pour la plante de puiser des matières nutritives dans le sol, obligée par conséquent de fabriquer ses tissus nouveaux grâce aux seules réserves contenues dans ses cotylédons.

Germinations normales de Mirabilis Jalapa L.

Nous voyons dans une coupe de racine d'une plantule sortie de terre depuis cinq jours du tanin en dissolution jaunâtre dans l'épiderme, avec quelques petites granulations plus foncées. Quelques cellules autour du cylindre central contiennent du tanin sous forme de combinaison plus foncée. Des granulations légèrement teintées se répandent dans l'écorce et vont en diminuant d'intensité au fur et à mesure qu'elles s'éloignent du cylindre central. D'une façon évidente, le tanin n'apparaît que lorsque les premières feuilles dégagées du sol subissent l'action de la lumière, et les granulations qu'à partir du moment où se manifeste l'ascension de la sève brute.

II

Considérons maintenant des coupes faites dans des racines plus développées, correspondant à des plantes pourvues de trois ou quatre feuilles et même davantage.

Narcissus poeticus L.

Dans une racine encore jeune de Narcisse, dont les tissus sont peu différenciés, nous ne trouvons qu'une dissolution excessivement pâle, mais très nette dans toute la coupe, légèrement plus foncée dans le liber et l'épiderme.

Ricinus communis L.

Une racine de Ricin un peu plus âgée montre quelques glomérules tannifères assez pâles dans l'écorce externe et interne, tout à fait à proximité du cylindre central. Quelques glomérules brun clair sont localisés dans l'épiderme, la moëlle en est pour ainsi dire dépourvue.

Une racine plus développée de Ricin nous permet de constater la présence de glomérules dans le liber et autour du cylindre central, glomérules qui s'éclaircissent dans l'écorce

interne et moyenne pour devenir plus foncés dans l'écorce externe et l'épiderme.

Mercurialis annua L.

Les coupes sont remplies d'une solution pâle, quelques glomérules plus foncés apparaissent dans la zone périmédullaire, ainsi que dans l'écorce moyenne et externe et vont se localiser dans l'épiderme, où ils sont nettement apparents.

Heliotropium anchusioides Pir.

La racine d'Héliotrope des champs montre une teinte jaune pâle claire dans les rayons médullaires et le liber, une solution brun clair dans l'épiderme.

Malva rotundifolia L.

Dans la racine de Mauve nous trouvons quelques granulations dans les rayons médullaires, des glomérules assez gros et un peu plus foncés dans le liber et l'écorce interne, d'intensité moindre dans l'écorce externe.

Une coupe nous montre un exemple intéressant de sortie de radicelle, tous ses tissus sont envahis par du tanin, depuis la moëlle, nous distinguons un pinceau de rayons médullaires renfermant des glomérules très foncés au voisinage de la moëlle, s'éclaircissant jusqu'au liber, où il y a abondance de tanin en dissolution, d'abord brun clair, puis noir et des traînées brunes et noires traversant l'écorce en se dirigeant vers l'épiderme.

Montbretia DC.

Une coupe transversale faite près de l'extrémité d'une racine de Montbretia révèle une dissolution à peine visible dans toute la coupe, dissolution qui devient plus apparente dans l'épiderme et autour du cylindre central, au-dessus des poils absorbants, mais encore est-elle à peine brune; au-dessous de cette région nous n'en décelons plus.

Dans une coupe longitudinale, tout à fait à l'extrémité de

la racine, toutes les cellules de l'extrémité sont remplies d'une solution infiniment pâle, légèrement plus foncée vers la périphérie, surtout au voisinage de la coiffe.

Une coupe transversale dans la partie large de cette racine présente la même répartition, mais nous voyons apparaître quelques concrétions légèrement brunes çà et là dans la zone sous-épidermique, ainsi que dans la moëlle.

Beta vulgaris L.

La coupe présente des glomérules foncés dans l'épiderme et l'assise sous-épidermique, de même que dans les rayons médullaires des faisceaux.

Citrus aurantium L.

Les jeunes racines d'oranger sont remplies d'une solution plus pâle, l'épiderme seul est foncé.

Racine âgée d'Ulmus campestris L.

Ici, le tanin est très abondant. Le liber primaire contient des glomérules très foncés. Les rayons médullaires du bois primaire sont bourrés de concrétions brun foncé, mais rien dans les vaisseaux. Le liber secondaire est envahi par une solution brun clair, traversée par les glomérules foncés dans la zone correspondant aux rayons médullaires.

Nous notons des traînées radiales et concentriques dans l'écorce, une solution extrêmement foncée envahit l'écorce externe.

Coupe transversale dans une radicelle émanant de cette racine.

Cette coupe nous montre de même une grande abondance de tanin, particulièrement dans les rayons médullaires primaires et secondaires du bois, l'assise génératrice libéro-ligneuse, le liber secondaire et l'écorce.

Coupe longitudinale effectuée au niveau où prend naissance une radicelle.

Du tanin excessivement foncé semble arriver en masse dans la radicelle des régions sous-jacentes, en formant des traînées d'une solution brune très foncée. Ce tanin se localise dans l'écorce de la racine de chaque côté de la radicelle, dont toutes les cellules sont en même temps remplies d'une solution de tanin libre.

RESUME

De l'étude des coupes décrites ci-dessus il résulte que la racine jeune renferme en général très peu de tanin. Celui-ci s'y rencontre le plus souvent sous forme de dissolution très pâle dans tous les tissus, sauf dans la région absorbante, et n'apparaît dans cet organe qu'à partir du moment où les premières feuilles existent. A l'extrémité de la racine, au voisinage de la coiffe, dans la région des méristèmes, nous voyons une teinte jaune clair se répandre dans la dernière assise de l'écorce externe, mais en s'atténuant beaucoup. Lorsque nous arrivons dans la région des poils absorbants, nous ne trouvons pour ainsi dire pas trace de tanin, et en montant progressivement vers le collet nous le voyons petit à petit apparaître avec une intensité plus marquée. L'assise externe devient brun clair et nous remarquons quelques glomérules localisés dans le liber, l'écorce interne et externe et quelquefois même dans la moëlle.

Il semble que la zone méristémateuse de la racine renferme un peu de tanin, mais il est toujours dans ce cas à l'état de dissolution très claire, probablement à cause de l'apport très conséquent et constant de l'eau qui passe du sol à l'intérieur des tissus des jeunes racines. Peut-être aussi ce tanin libre reste-t-il très clair parce qu'il est à l'abri de la lumière ? Or, la racine est parcourue par un mouvement d'endosmose très intense, la pression radiculaire et sa force aspirante qui dissolvent et balayent tout sur leur passage, et cela nous explique pourquoi nous ne trouvons pas de tanin dans la zone des poils absorbants. Au fur et à mesure que nous examinons les parties de la racine qui se rapprochent du collet, le mouvement

descendant de la sève devient plus manifeste et comme conséquence nous voyons l'apparition du tanin dans les tissus compris entre le cylindre central et l'épiderme. Le tanin, comme l'a indiqué Michel Durand, redescend par le liber avec la sève élaborée. Au niveau du collet, ces deux mouvements inverses semblent se heurter et nous remarquons en cet endroit un maximum de composés tanniques, par rapport aux régions enterrées; d'autre part, cette région est, nous le savons, particulièrement exposée aux dangers venant de l'extérieur : invasions parasitaires et autres, de sorte que le tanin s'y accumule probablement pour jouer un rôle de défense.

Dans les racines âgées, près de la surface du sol, nous constatons que le tanin est devenu très abondant, il existe dans tous les tissus, sauf dans le bois. Les racines âgées ne sont plus le siège d'un mouvement d'endosmose intense, elles n'ont plus dans ces parties qu'un rôle de fixation et de canalisation, le courant d'absorption ne s'y manifeste alors que très atténué, presque nul; le tanin n'étant plus entraîné par celui-ci se localise, d'autant plus que ces parties avoisinant le sol sont presque constamment sous-imbibées et le courant d'ascension de la sève, localisé dans le bois est inférieur en puissance au courant centrifuge qui porte l'eau du cylindre central vers les régions sous-imbibées.

AXE HYPOCOTYLE

Ici, comme pour la racine, nous avons examiné comparativement des plantes jeunes à l'état de germination et des plantes plus âgées quoiqu'au début de leur développement.

Germinations de Phaseolus vulgaris sur sable stérilisé.

Des coupes d'axe hypocotylé de germinations de six jours de haricot, effectuées sur sable stérilisé, contiennent une solution extrêmement pâle, parsemée toutefois de quelques glomérules brun très clair dans le liber. Dans les germinations de huit jours, l'épiderme devient plus foncé et les glomérules deviennent plus nets dans le liber. Lorsque ces germinations continuent à se développer, les cotylédons étalés et les pre-

mières feuilles pointant, l'intensité va en croissant dans le liber, l'écorce et l'épiderme.

Toutefois, même dans les échantillons les plus âgés considérés, la teinte et l'abondance du tanin sont très atténuées; la jeune plante ne peut profiter de l'apport de matériaux de transformation de la part du sol environnant (sable stérilisé), l'assimilation chlorophyllienne est tout à fait au début de son fonctionnement, donc la très faible quantité de ce corps dans les différents tissus est tout à fait normale.

Germinations normales (sur humus) de Mirabilis Jalapa L.

Des germinations normales de Belle-de-Nuit, présentant deux premières feuilles vertes, permettent de constater la présence des granulations répandues dans tout l'axe hypocotylé, plus nombreuses et plus foncées au voisinage immédiat du cylindre central, dans l'épiderme et la zone sous-épidermique, en concordance par conséquent avec le fonctionnement de l'assimilation chlorophyllienne.

Germinations normales de Ricinus communis L.

Nous avons fait des coupes d'axe hypocotylé de Ricin à trois stades différents du développement.

1° *Les cotylédons ne sont pas encore sortis de la terre, mais l'axe hypocotylé forme une anse à l'air libre.*

Nous n'apercevons dans les coupes aucun glomérule, dans les paquets de liber quelques taches brun clair au milieu d'une solution pâle et rien dans les autres tissus, sinon un léger voile brun très clair dans quelques cellules du parenchyme au sommet des paquets libériens.

2° *Les cotylédons sont à demi en terre et à demi sortis.*

Les coupes nous offrent du tanin jaune très clair à peine marqué à l'extrémité des faisceaux libéro-ligneux avoisinant la moëlle. Les concrétions forment quelques taches plus foncées que dans la coupe précédente, encerclant parfois les faisceaux libéro-ligneux, mais plus abondantes dans la partie correspondant à l'assise génératrice et au liber; quelques glomérules répandus dans l'écorce, diminuant de dimensions au

fur et à mesure qu'ils s'éloignent des faisceaux, se manifestent dans certaines cellules de l'épiderme.

3° *Le cotylédons sont complètement sortis de terre.*

Les coupes présentent ici une localisation marquée de granulations autour du cylindre central et quelques-unes dans le parenchyme des rayons médullaires.

On remarque quelques concrétions arrondies, peu abondantes, dans la zone périmédullaire, réparties surtout dans le liber et quelques-unes à travers l'écorce, où elles semblent se localiser en se fonçant et en diminuant de dimensions. En général, les granulations sont nettement plus foncées que dans les coupes précédentes.

Donc, les coupes correspondant aux cotylédons encore sous terre contiennent des traces de tanin, celui-ci est plus abondant dans le cas où les cotylédons commencent à sortir de terre et beaucoup plus intense dans le troisième cas, c'est-à-dire lorsque les cotylédons sont étalés dans l'air. L'abondance et l'intensité du tanin augmente nettement lorsque les premières feuilles sont apparues et que se manifeste la fonction chlorophyllienne.

Mercurialis annua L.

L'axe hypocotylé de la mercuriale, la plantule possédant déjà deux feuilles, renferme quelques glomérules assez foncés dans l'écorce moyenne ainsi que dans quelques cellules de la moëlle. Le liber contient du tanin en solution et des granulations assez foncées.

Héliotropium anchusioides Pir.

Nous remarquons que les assises sous-épidermiques de l'axe hypocotylé d'héliotrope de champs sont remplies de tanin, tanin combiné et abondant dans l'épiderme, tanin en dissolution très pâle dans l'écorce, le liber et les rayons médullaires et le liber.

RESUME

Le tanin est plus abondant dans l'axe hypocotylé que dans la racine. La moëlle, en général, ne renferme pas de tanin, il se localise sous forme de solution et concrétions dans la zone

périmédullaire et de solution claire dans les rayons médullaires et le liber, avec quelques glomérules dans ce dernier. L'écorce comprend souvent aussi des glomérules qui se localisent plus particulièrement dans les couches sous-épidermiques et l'épiderme.

Il est intéressant de voir ce qui se passe dans la région du collet. Des coupes longitudinales faites dans cette région montrent une abondance de tanin plus marquée, principalement dans l'écorce.

Il faut tenir compte de ce fait qu'en cet endroit le courant transpiratoire commence à se faire sentir, alors qu'il était presque nul dans les parties sous-jacentes.

CÉCIDIES -- GALLES

Il nous a paru intéressant d'autre part d'examiner des coupes faites dans différentes galles :

1° Galle produite sur le pétiole et sur la nervure médiane des folioles, de Fraxinus excelsior L., par *Perrisia fraxini* Kieff.

a) Dans le *pétiole sain* nous voyons des glomérules clairs dans la zone périmédullaire et les rayons médullaires du bois,

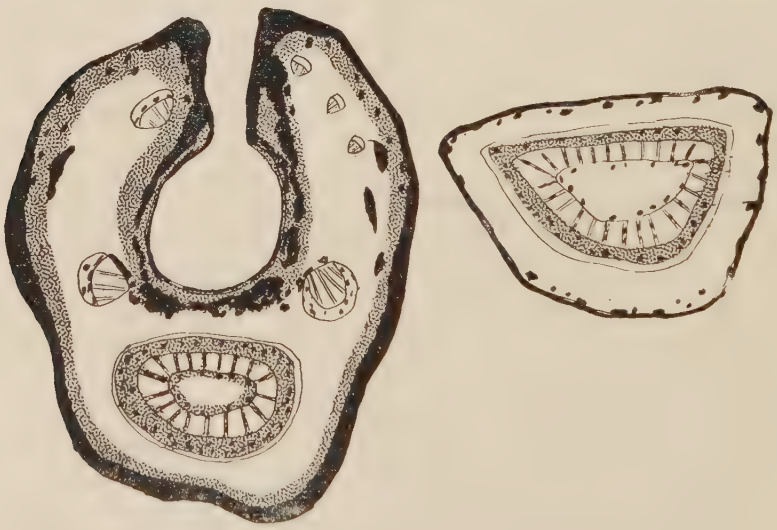


Fig. 11. — Pétiole de *Fraxinus excelsior* : à droite, coupe du pétiole sain; à gauche, pétiole attaqué.

ces glomérules deviennent plus foncés dans le liber et nagent dans une solution claire et homogène. L'écorce externe contient des glomérules et une solution pâle qui devient brune dans l'épiderme.

b) *Pétiole attaqué.* L'anneau libéro-ligneux présente la même répartition du tanin, mais les glomérules sont plus foncés dans le liber.

De chaque côté de cet anneau le pétiole s'est beaucoup développé dans des excroissances où la division cellulaire est très intense, le tanin s'y manifeste très abondant, sous forme de solution générale claire, devenant très foncée dans l'épiderme et toute la région sous-épidermique intérieure sur plusieurs assises de cellules.

a) *La nervure foliaire normale* montre les rayons médullaires du bois contenant quelques glomérules brun clair légèrement plus foncés dans le liber et dans l'assise génératrice.

Une dissolution claire envahit en grande partie le reste des tissus parenchymateux de la nervure, solution qui se fonce dans l'épiderme supérieur et dans la zone palissadique.

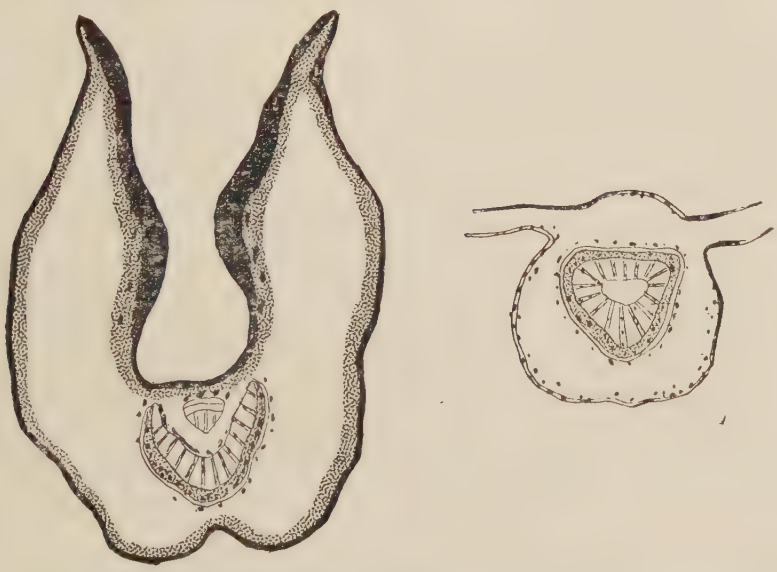


Fig. 12. — Coupe de la nervure médiane de la feuille de *Fraxinus* : à droite, feuille saine; à gauche, feuille attaquée.

b) Dans la *nervure foliaire attaquée,* les granulations sont

brun plus foncé dans l'épiderme inférieur, autour des fibres et dans le liber. Une dissolution brune se répand dans toute la région où la division cellulaire est intense, particulièrement dans les saillies de l'épiderme supérieur.

Le pétiole et la nervure foliaire attaqués présentent donc une abondance très grande de tanin dans les régions qui sont le siège d'une division cellulaire intense.

Examinons à présent quelques galles :

2° *Sur feuille de saule* (Salix purpurea L.). Cécidie faisant saillie sur les deux faces de la feuille (*Pontania versicator Bremi*).

a) Dans la feuille saine, la nervure foliaire présente une solution jaune qui se répand presque dans toute la coupe et devient brune dans épiderme, mais l'écorce inférieure est pâle, alors que l'écorce supérieure est plus foncée et même parsemée de quelques glomérules bruns. Une solution claire, toute tachetée de concrétions foncées, se voit dans le liber et une dissolution claire dans les rayons médullaires du bois. De chaque côté des deux arcs libéro-ligneux, solution et glomérules très foncés.

b) La feuille attaquée montre dans sa nervure foliaire une disposition analogue du tanin, avec intensité plus grande dans l'épiderme. Le tanin accumulé à la partie supérieure de la nervure, en dehors des faisceaux libéro-ligneux, s'écarte de l'anneau formé par ceux-ci et semble se diriger vers la région attaquée au niveau où la galle se développe, où le limbe s'élargit. Les cellules, dans la région qui relie la nervure à la partie attaquée, sont remplies d'un tanin presque noir. Toute la région atteinte comporte une solution jaune qui devient brune dans l'épiderme et brun foncé, même dans la partie médiane.

Cette abondance de tanin de chaque côté de la nervure foliaire semble concentrée à cet endroit dans le but d'essayer de préserver les régions non attaquées et être le résultat de la division cellulaire entraînant la prolifération des tissus.

3° Sur Salix alba L. :

Dans la cécidie produite par l'arrêt du développement des entre-nœuds terminaux sous l'influence de *Rhabdophaga rosaria Low.*, les feuilles forment une rosette au centre de laquelle

vit la larve, une coupe faite à l'intérieur de cette masse montre un parenchyme noir envahi complètement par le tanin.

4° Sur Laurus nobilis L. :

Chez *Laurus nobilis*, les feuilles présentent souvent un enroulement marginal accompagné d'une forte hypertrophie due à l'attaque de *Trioza alacrès Flor.*

Dans la feuille saine. — La zone parenchymateuse centrale de la nervure foliaire renferme des glomérules jaunes et bruns, ces glomérules sont bruns et petits dans les rayons médullaires du bois. Ils sont tassés dans l'assise génératrice libéro-ligneuse et le liber, d'où ils se dirigent vers l'écorce par les rayons médullaires. Très pâles dans la moëlle qu'ils parsèment, ils sont relativement clairs dans l'épiderme.

Dans le reste du limbe, nous voyons de nombreux glomérules bruns, assez clairs dans l'épiderme supérieur et le tissu palissadique, de même dans le tissu lacuneux et l'épiderme inférieur.

Dans la feuille attaquée. — Le liber et la nervure médiane sont bourrés de granules noirs. Des glomérules noirs également sont répandus dans l'écorce externe et l'épiderme. Les deux épidermes du limbe sont remplis de glomérules très foncés. Des glomérules clairs se joignent à des glomérules foncés dans tout le limbe, qui prend beaucoup d'extension; concrétions noires dans les faisceaux libéro-ligneux, dans l'épiderme et dans l'assise sous-épidermique.

5° Sur Pistacia Terebinthus L. :

La feuille est parfois complètement transformée en une production corniculée de grandes dimensions : dix ou douze fois la longueur de la feuille normale, et qui est due au *Pemphigus cornicularius Pass.*

La feuille attaquée renferme des glomérules brun noir dans les deux épidermes et dans tout l'intérieur du parenchyme, qui en est littéralement bourré.

6° Sur Fagus Sylvatica L. :

Cet arbre présente souvent sur ses feuilles une cécidie de forme ovoïde terminée en pointe et de consistance ligneuse, à parois très épaisses, toujours insérée sur une nervure et provo-

quée par *Mikiola fagi Hartig.* Une coupe faite dans l'épaisseur des parois montre une solution jaune-brun répandue dans toute la galle, avec une zône brun foncé vers l'intérieur.

7° Sur Picea excelsa Link :

Les cécidies terminales provoquées par *Adelges Strobilobius Kalt.*, et qui résultent d'un raccourcissement des entre-nœuds supérieurs rapprochant et soudant les aiguilles hypertrophiées, montrent que ces tissus, qui ont proliféré, sont gorgés de tanin en dissolution et en glomérules brun noir.

RESUME

L'étude de ces cécidies et de ces galles nous montre donc toujours une apparition extrêmement marquée de tanin, le plus souvent sous forme de solution, mais toujours très abondant et souvent très foncé. Ce tanin, ici encore, peut être envisagé comme une sécrétion résultant de l'activité cellulaire très intense, mais il paraît bien évident que cette secrétion joue un rôle important dans la défense de l'organisme contre l'invasion morbide.

BLESSURES

Nous nous sommes proposé également d'examiner l'évolution du tanin au voisinage de blessures effectuées sur des tiges de l'année, branches de Fusain, Lilas et Pommier. Les tiges ont été incisées jusqu'au cylindre central et nous avons fait des coupes sur les échantillons prélevés à des périodes allant graduellement en croissant. Pour chacun de ces échantillons, nous avons examiné la répartition du tanin dans les deux entre-nœuds avoisinant l'entre-nœud incisé. Les résultats fournis par l'examen des échantillons considérés étant tous dans le même sens, nous les étudierons en détail dans l'un d'eux seulement : *Evonymus japonicus L.* par exemple.

I. — Blessure de 6 jours.

1° Tige normale :

Le parenchyme médullaire ne renferme que quelques très rares cellules (trois ou quatre) contenant des glomérules pâ-

les légèrement plus foncés et tout aussi rares dans la zone périmédullaire. Quelques concrétions brun clair existent dans les *rayons médullaires du bois*, mais peu nombreuses et disséminées au hasard dans le *liber* et marquant de distance en distance le niveau de *l'assise génératrice* libéro-ligneuse.

L'écorce externe ne renferme presque rien, quelques cellules tannifères au voisinage immédiat des fibres, de très rares glomérules dans l'écorce moyenne. Par contre, les dernières assises de l'écorce externe renferment de nombreuses concrétions brunes d'intensité variable. Ces concrétions sont particulièrement groupées dans l'assise sous-épidermique, mais nous ne voyons rien dans l'épiderme, dont les cellules présentent extérieurement une épaisse cuticule.

2° Tige blessée :

Dans l'ensemble de la coupe, la localisation du tanin est analogue à celle de la coupe de la tige normale.

Mais en examinant le bord de la blessure, nous voyons : les concrétions de l'écorce externe, aux deux extrémités, augmenter d'intensité et devenir plus nombreuses; de plus, elles baignent dans une solution brune.

Le bord de la blessure est empli d'une solution brune assez claire le long de l'écorce, elle est légèrement plus foncée contre les paquets de fibres où des concrétions brunes se joignent par endroits à cette solution.

II. — Blessure de 15 jours.

La tige normale nous offre sensiblement le même aspect que dans le cas précédent.

La tige blessée montre des concrétions et une solution brune plus foncées dans la région sous-épidermique et l'écorce externe sur les bords de la blessure. Ces concrétions s'intensifient aussi au voisinage du cylindre central, sur le bord de l'incision, sur laquelle se traduit une mince couche brune.

III. — Blessure de 21 jours.

La tige normale présente ici, dans le parenchyme médullaire, de nombreux glomérules assez foncés se groupant en files concentriques dans la zone périmédullaire. L'écorce externe

est envahie par une solution brun clair, que parsèment des glomérules foncés.

Dans la TIGE BLESSÉE, les tissus en voie de cicatrisation, sur les bords de la blessure, se développent et sont remplis de tanin en solution brun noir. De plus, les rayons médullaires du bois, dans cette région, sont gorgés de glomérules bruns et les concrétions de la moëlle se groupent plus particulièrement dans la partie de la moëlle opposée à la blessure.

Une coupe longitudinale effectuée dans la région blessée montre l'accumulation très intense du tanin dans les tissus en voie de cicatrisation et ceci dans tous les tissus attenant à la blessure recouverte d'une pellicule brune. Les tissus qui se forment ne sont en effet pas encore différenciés, ils sont parenchymateux et littéralement bourrés de tanin.

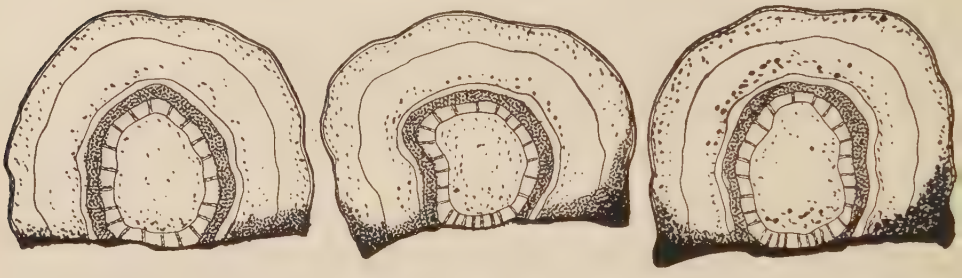


FIG. 13. — Rameau sectionné jusqu'au bois, répartition du tanin vers la blessure 15e jour, 21e jour et 31e jour après l'opération.

IV. — Blessure de 26 jours.

La répartition du tanin dans la tige blessée est la même que dans le cas précédent, mais avec une intensité toujours croissante.

V. — blessure de 31 jours.

La tige blessée montre toujours une grande accumulation de tanin dans les tissus de cicatrisation, qui continuent à se développer, et au voisinage du cylindre central nous remarquons que contre ce cylindre existe une couche protectrice noire provenant des rayons médullaires, mais que, en dehors de cette couche le parenchyme formé est rempli d'une solution brune moins foncée. Nous voyons une solution noire également dans l'écorce et sur les bords de la blessure.

Sur des branches de l'année ont été pratiquées des incisions rectangulaires, enlevant écorce et liber, jusqu'au bois, et la surface ainsi mise à nu bien essuyée avec du coton stérilisé.

Par les canaux du liber, la sève élaborée arrive en A B C, sur la face supérieure et les faces latérales de la section. Elle suinte et glisse sur le bois mis à nu de la blessure, l'eau s'évapore et abandonne sur cette surface les tanins combinés non dissous qui, au bout de quelques jours, forment une même pellicule qui peu à peu augmente d'épaisseur, formant une couche protectrice parfaite.

Mais en même temps, les cellules de l'assise génératrice et les cellules de l'écorce sectionnées se cloisonnent, commencent à se multiplier et les tissus nouveaux se développent, formant en A B C un bourrelet plus accentué en A qu'en B et C.

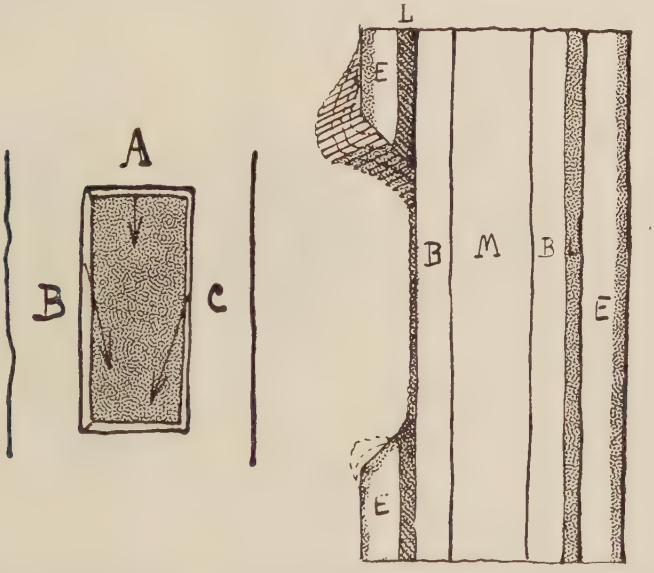


Fig. 14. — A gauche, section rectangulaire opérée sur le rameau; à droite, section longitudinale montrant l'arrivée du tanin sur la blessure par les canaux libériens de la partie supérieure.

Dans ces tissus nouvellement formés, les vaisseaux libériens poussent des anastomoses, apportant aux nouveaux tissus une grande quantité de nourriture, et l'on voit ces tissus littéralement gorgés de tanin, ce qui se retrouve dans tous les tissus cicatriciels, coupes, bourrelets des blessures, etc... Si l'on

observe un de ces bourrelets cicatriciels déjà âgé, formé sur une pousse de trois années, chez *Corylus avellana*, on remarque trois régions bien nettes : T la tige indemne, P la partie correspondant à la blessure et tout autour de celle-ci un bourrelet O de 1 cent. 5 de diamètre. Une coupe macroscopique transversale en A B nous montre au centre la partie T C, correspondant à la partie interne de la tige primitive T. On y distingue parfaitement le cylindre central avec le bois sillonné de ses rayons médullaires venant s'épanouir à travers le liber dans les tissus corticaux normaux en E. Cette écorce entraînant le liber et l'assise génératrice s'épanouit à droite et à gauche s'élargit en un bourrelet envoloppant tendant à encercler la blessure et la partie P correspondant à celle-ci est recouverte d'une épaisse couche de tanin, si compacte qu'elle forme une partie égale au 1/6 de l'épaisseur totale et brun noir.

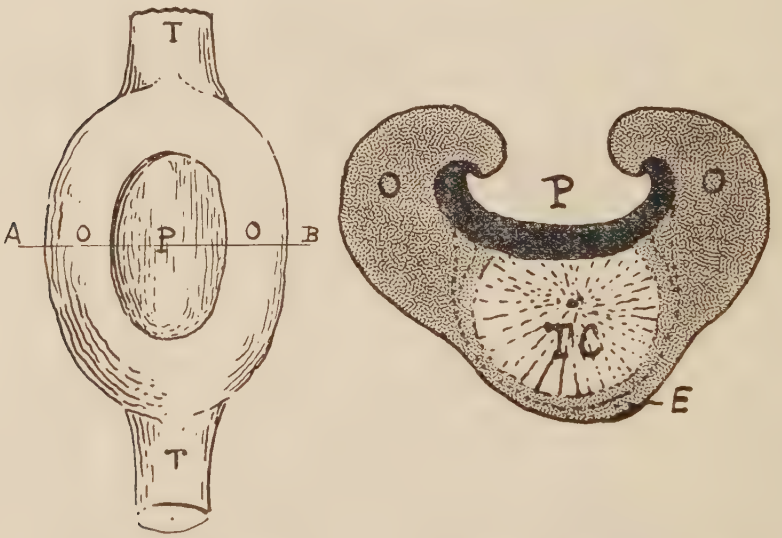


Fig. 15. — A gauche, rameau de Corylus montrant le bourrelet de cicatrisation autour de la blessure; à droite, section dudit rameau mettant en évidence les parties P et O où le tanin est particulièrement réparti.

Le tanin emplit également les deux masses du bourrelet cicatriciel mais sur la coupe, ces parties à l'abri de l'air, forment deux masses compactes d'un tissu blanc par rapport à la couleur légèrement grise de la masse ligneuse centrale. Les tissus de cette région d'ailleurs, composés de cellules en

voie constante de division, sont très petites, forment un tissu extrêmement serré, rappelant la texture du buis. Il semblerait donc qu'une oxydation se serait produite dans l'épaisseur de la zone P, ce qui serait en faveur de la nature pigmentaire du tanin.

Deux cas de blessures cicatrisées par un fort bourrelet circulaire ont été recueillies, l'une sur une tige de Belle-de-Nuit, l'autre sur une branche de sapin.

Blessure de tige de Mirabilis Jalapa L.

Les tissus de cicatrisation de la blessure sont ici bourrés de tanin, alors que les parties non cicatricielles en contiennent peu, de même que la tige normale.

Blessure de tige d'Abies pectinata DC.

L'abondance des composés tanniques dans les tissus en voie de multiplication est ici encore des plus marquée. Le liber est bourré de glomérules foncés, l'exode apparaît nettement à travers les tissus parenchymateux, vers l'épiderme, où ils s'accumulent. La branche étudiée a été recueillie pendant une période sèche, mais l'arbre qui la portait était situé dans une partie humide du jardin, favorisant la division cellulaire. Tous les tissus apparaissent plus développés que dans la tige saine et distribués comme précédemment dans le cas du noisetier.

RESUME

Le tanin nous apparaît donc très abondant dans les tissus de cicatrisation. Lorsque l'épiderme fait défaut, comme dans le cas du Fusain que nous venons d'étudier, nous voyons le tanin s'étendre sur les bords de la blessure, où il constitue un bouclier protecteur, une couche antiseptique, en quelque sorte minéralisée par évaporation et qui préservera la partie blessée de l'envahissement par des impuretés et des parasites.

Si l'on comprend très bien la présence et l'abondance du tanin dans ces tissus de cicatrisation, par son arrivée avec la sève élaborée, on ne peut s'empêcher ici encore, vu la quantité énorme de ce corps, de considérer qu'en dehors de cette origine indiscutable il pourrait bien être également et parallèle-

ment, un produit de déchet de la division cellulaire, si active en ces parties. Comme précédemment dans les galles, l'abondance du tanin est telle dans les tissus prolifères que le seul apport par les capillaires libériens ne paraît pas pouvoir l'expliquer, à moins qu'on veuille y voir un produit de sécrétion, mais dont on n'aperçoit pas l'origine.

LENTICELLES

En étudiant le limbe de la feuille, nous avons relevé la présence de tanin dans les cellules stomatiques, entraîné qu'il est par le courant d'eau de la transpiration. Nous avons été amené tout naturellement à examiner comment se comporte ce corps dans les lenticelles. L'observation de lenticelles de Sureau met en évidence dans la région sous-phellodermique de très nombreux glomérules foncés, qui se pressent contre ces assises. On constate également l'existence, dans l'assise génératrice d'une solution jaune foncé de tanin libre qui glisse dans les parois du liège, ainsi que dans celles du parenchyme méatifère. Par conséquent, les lenticelles, régulateurs automatiques de l'hydrose interne, en même temps qu'organes de transpiration par excellence, constituent encore une des portes de sortie manifestes pour une partie du tanin amené des parties centrales vers la périphérie.

PLANTES AQUATIQUES

C. Sauvageau dans son ouvrage sur les feuilles des Monocotylédones aquatiques a constaté l'existence du tanin chez un certain nombre de genres tels que Posidonia, Ruppia, Cymodocea, etc... Ce tanin est, comme l'a démontré M. Durand chez la Spirogyre, à l'état de substance colloïdale, ce qui explique sa présence dans les plantes aquatiques, alors qu'à priori il semblerait naturel d'admettre qu'on ne dût pas en rencontrer ou très peu.

Nous avons alors recherché sa distribution dans un certain nombre de végétaux aquatiques.

Nymphaea Alba L.

Nervure médiane. — L'épiderme supérieur renferme des glomérules bruns qui se répartissent dans une solution jaune brun plutôt pâle.

Les deux dernières assises sous-épidermiques sont constituées par du tissu palissadique où le tanin se présente surtout sous l'apparence d'une solution brun clair, dans laquelle se forment çà et là quelques glomérules plus foncés isolés.

Les *faisceaux libéro-ligneux* contiennent des glomérules bruns qui sont répartis dans tous les tissus, sauf dans les rares cellules lignifiées.

Dans tout le *parenchyme lacuneux* nous remarquons une solution jaune et, de plus, beaucoup de cellules contiennent du tanin combiné d'une intensité variable du brun clair au brun foncé. Elle va d'ailleurs en croissant lorsqu'on considère le parenchyme lacuneux voisin de la face inférieure de la feuille. Les trois ou quatre assises de parenchyme cortical inférieur et l'épiderme inférieur renferment du tanin très combiné, par conséquent très foncé.

Pétiole. — La répartition du tanin est analogue à celle que nous venons de décrire pour la nervure médiane, avec cette différence toutefois que les glomérules ne sont plus noyés dans une solution pâle, de plus leur intensité a sensiblement diminué, comme si tout ce qui était soluble avait été entraîné.

Nuphar Luteum Sibth.

Nervure médiane. — Le tanin se montre dans l'écorce sous forme de solution et glomérules pâles, quelques-uns cependant plus foncés apparaissent dans l'épiderme supérieur et l'assise sous-épidermique qui est formée de tissus palissadiques. L'épiderme inférieur et l'assise de tissu palissadique attenant à cet épiderme renferment aussi du tanin en solution pâle, où nous remarquons la présence de quelques glomérules bruns. Le liber surtout de ces faisceaux contient quelques glomérules foncés.

Tout le reste du tissu lacuneux renferme de gros glomérules bruns assez foncés, mais peu nombreux.

Pétiole. — Le tanin est moins abondant et moins intense dans le pétiole. Nous remarquons quelques glomérules bruns, assez clairs dans le liber, et contre les faisceaux. De très rares glomérules clairs sont situés dans le parenchyme lacuneux, plutôt jaunes que bruns. Nous ne voyons rien dans le parenchyme cortical, quelques traces de glomérules dans l'épiderme.

Potamogeton Natans L.

Nervure médiane. — L'épiderme comprend des glomérules bruns et jaunes, ces derniers seulement subsistent dans les assises sous-épidermiques.

Dans le liber et autour des faisceaux libéro-ligneux, nous relevons également des concrétions jaunes qui deviennent à peine perceptibles dans le tissu lacuneux.

Pétiole. — Le pétiole nous montre une localisation des principes tanniques identique à celle de la nervure médiane, mais avec une intensité plus faible encore, surtout dans le tissu lacuneux.

Aponogetum Distachyum Thunb.

Nervure médiane. — L'épiderme supérieur est rempli par une solution brune, le tissu palissadique immédiatement sous-jacent comporte une solution jaune bien marquée dans l'assise sous-épidermique et diminuant d'intensité dans les assises plus intérieures. L'épiderme inférieur est d'une teinte assez uniforme jaune brun. Nous remarquons une solution jaune également dans les cellules des vaisseaux libériens, elle devient à peine visible dans le parenchyme lacuneux.

Pétiole. — L'épiderme est caractérisé par une teinte brun clair, une solution jaune se répand dans les assises sous-épidermiques, solution extrêmement pâle dans le parenchyme lacuneux et les vaisseaux libériens, quelques glomérules jaunes sont à signaler dans le liber et autour des faisceaux.

Alisma Plantago L.

1° Feullle émergée :

Nervure médiane. — Des glomérules bruns sont répartis dans l'épiderme, ils s'éclaircissent et deviennent jaunes dans les assises sous-épidermiques.

Le liber contient quelques glomérules jaunes, qui s'élargissent et s'éclaircissent autour des faisceaux libéro-ligneux. On les distingue à peine dans le parenchyme lacuneux.

Pétiole. — Le pétiole nous offre une répartition analogue à celle de la nervure médiane, mais à teinte atténuée.

2° Feuille immergée :

Nervure médiane. — Nous y voyons des glomérules un peu plus apparents répartis de la même façon que dans la feuille émergée.

Pétiole. — Ici encore, l'intensité est moins grande que dans la feuille émergée.

RESUME

Il semblerait logique à première vue, le tanin étant un composé soluble dans l'eau, de ne pas en trouver dans les plantes aquatiques; or, l'examen des feuilles précédentes nous montre qu'il existe et qu'il est même parfois abondant. A la réflexion, la contradiction n'est qu'apparente. En effet, nous savons, tout d'abord, que le tanin n'est que partiellement soluble dans l'eau, M. Michel Durand l'a démontré. De plus, lorsque le tanin existe vraiment en quantité marquée, c'est sous forme de glomérules. Le tanin de ces glomérules est du tanin très condensé qui, nous l'avons constaté souvent, semble peu soluble dans l'eau. D'ailleurs, dans beaucoup de coupes, le tanin est très pâle, comme lavé, il est très vraisemblable que l'eau qui imprègne toutes les cellules l'a dissout en partie et que ce qui reste n'est plus que le résultat insoluble de combinaisons organiques entre le tanin et des sels amenés par la sève brute. Toutefois, nous ne remarquons plus le mouvement centrifuge des composés tanniques. Dans ces plantes, en effet, il n'existe plus de zones de sous-imbibition, les tissus externes, au lieu d'être moins hydratés, le sont au contraire davantage, les phénomènes de transpiration sont nuls. Les composés tanniques ne sont donc pas entraînés par le courant centrifuge.

III[e] PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES ET CONCLUSIONS

De la documentation abondante réunie sur la localisation et l'évolution du tanin chez les plantes, des observations histologiques multiples qui ont été faites sur les lieux d'élection de ce corps dans le végétal, sur son abondance ou sa pénurie en certains organes de celui-ci suivant la saison, de l'âge, des résultats fournis par certaines analyses chimiques et des nombreuses coupes anatomiques observées, il se dégage la possibilité d'émettre les considérations suivantes d'un caractère peut-être encore hypothétique mais logique en l'état actuel de nos connaissances, parce qu'en conformité avec les faits.

Persuadée que la solution d'un point de détail peut faciliter la réussite du problème le plus complexe, je souhaite que le fait d'avoir précisé la migration et la localisation du tanin sous l'influence du courant allant à la recherche des régions sous-imbibées aide à résoudre le problème qui reste si compliqué « de l'origine et du rôle de ce corps ».

On peut se demander si le tanin ne doit pas être considéré comme un pigment contenu dans les chloroplastes et mis en évidence par l'assimilation chlorophyllienne et la lumière ? Il se révèle en effet très abondant dans les feuilles excessivement jeunes et il persiste pendant tout le développement de celles-ci. Il se combine aux matières premières amenées par la sève brute sous forme de glomérules d'intensité variable : tanin dissous et tanin combiné sont alors sollicités en partie par le courant d'eau centrifuge, entraînés ainsi vers l'épiderme. Mais la feuille étant non seulement un organe d'assimilation, mais aussi un organe d'évaporation, nous voyons le tanin formé dans le tissu palissadique spécialement adapté à la photosynthèse, entraîné dans le tissu lacuneux adapté à l'évaporation de l'eau et c'est pour cette raison que nous le trouvons plus abondant dans l'épiderme inférieur du limbe que dans l'épiderme supérieur, les composés tanniques dis-

sous en partie, s'en vont partiellement par cette voie; les autres, absorbés par les capillaires libériens, sont mêlés au courant de la sève élaborée. Celle-ci les transporte dans toutes les parties du végétal, par les vaisseaux du liber d'où le courant d'eau qui se produit de l'intérieur vers l'extérieur, dans toute la hauteur des tiges et des racines vers les régions sous-imbibées, c'est-à-dire vers les régions le plus externes, va les entraîner à travers l'écorce jusque dans l'épiderme, où ils se localisent en grande partie. D'ailleurs, dans l'épiderme et les régions sous-jacentes, il vient s'ajouter à des composés tanniques déjà localisés, car il ne faut pas oublier que la tige, au début de son développement, est herbacée, donc contient de la chlorophylle et que par conséquent dans ces couches sous-épidermiques il y a déjà eu formation de tanin. Ce tanin ne se répartit pas d'une manière uniforme dans tout le végétal, il s'amasse particulièrement en certaines régions : dans les parties destinées à proliférer, à s'accroître par la suite : *boutons floraux, bourgeons végétatifs,* en vue d'un rôle de protection certain de ces parties jeunes et plus exposées que les autres vu la délicatesse des tissus qui les composent et peut-être aussi en vue d'un rôle de réserves à utiliser ultérieurement ? L'accumulation dans ces organes semble à priori faire accepter d'emblée le rôle de substances de réserves, mais jusqu'à présent aucune preuve réelle ne permet de l'affirmer. Toutefois, c'est sous forme de solution que le tanin nous paraît être utilisable, car c'est toujours sous cette forme que nous le retrouvons dans les régions méristémateuses, alors que l'épaisse gaine protectrice extérieure est composée, en majeure partie, de tanin très combiné. Au fur et à mesure du développement des méristèmes, la solution devient moins foncée, se charge de glomérules de grosseur et d'intensité variable, provenant, selon toute apparence, de la combinaison du tanin libre avec des sels divers amenés par la sève brute. Nous pouvons assimiler ces combinaisons plus ou moins solubles à des déchets de l'activité cellulaire. La localisation de ce tanin combiné, plus marquée dans les parties externes de tous les éléments des bourgeons (floraux ou végétatifs), des tiges et même des racines âgées, des ovaires, des ovules, des fruits et des graines met en évidence son rôle de protection contre les agents

extérieurs, animaux et végétaux, en faisant un élément de défense de premier chef. Il semble vraisemblable que sous l'influence d'actions chimiques inconnues encore, les tanins combinés puissent, par un processus inverse de celui de leur synthèse, régénérer le tanin soluble assimilable. L'étude des bourgeons semble bien confirmer cette hypothèse, en effet, avant le début du développement, toute la région du bourgeon est envahie par du tanin très combiné (automne) et il n'apparaît plus au début de l'évolution des méristèmes (printemps) que sous forme d'une solution pâle. Il semble donc bien qu'il y ait eu transformation du tanin. Le mouvement centrifuge des composés tanniques se manifeste dans tous les organes de la plante, même dans les racines âgées, qui ne subissent plus l'entraînement du courant d'absorption si marqué dans les jeunes racines qu'il ne permet pas d'y constater l'existence du tanin ou tout au moins dans des proportions infimes comparée à la quantité représentée dans les tiges. Les racines âgées n'ont plus guère qu'un rôle de fixation et de canalisation, seules les radicelles sont comparables aux jeunes racines des germinations, elles se comportent comme elles et la force du courant d'absorption explique ce refoulement du tanin descendant à la base de l'axe hypocotylé, pour les germinations, et dans les racines âgées pour une plante ligneuse, telle qu'un arbrisseau ou un arbre.

Le tanin descendant par les canaux libériens étant entraîné comme nous l'avons signalé plus haut par le courant de sous-imbibition vers les parties externes, comment expliquer la présence du tanin dans les rayons médullaires, la zone périmédullaire et voire même quelquefois dans la moëlle. Les rayons médullaires en sont toujours remplis, à cela deux raisons : lors de l'évolution des bourgeons, nous voyons le tanin qui remplit le méristème de celui-ci à l'état de solution très claire, se répandre, comme nous l'avons dit plus haut, dans tous les organes constitutifs de ceux-ci et se localiser principalement sur leur partie externe; néanmoins, toutes les cellules du bourgeon en sont remplies. Or, dans l'allongement, le développement de toutes les parties et de la tige en particulier, les cellules de la moëlle primitivement vivantes en sont bourrées. Au fur et à mesure des différenciations des

tissus, le tanin de la moëlle se localise dans les cellules périmédullaires. Le courant d'imbibition, qui va du centre vers la périphérie, en entraîne la plus grande partie dans les rayons médullaires primaires, qui en sont toujours remplis et l'acheminent à travers bois, cambium et liber vers l'écorce, récoltant au passage, ainsi que les rayons médullaires secondaires, tout le tanin qui peut être entraîné par la sève ascendante, mais qui, à travers les parois des vaisseaux, vient se localiser dans les rayons médullaires, d'où il gagne l'écorce. Jamais nous n'en trouvons dans les tissus morts, dans le bois on peut en apercevoir, dans quelque cellule ligneuse, jamais dans les vaisseaux eux-mêmes, pas plus que dans le sclérenchyme, contre lequel parfois le tanin du liber et des rayons médullaires vient buter et se localiser en dépôts épais de glomérules.

La diminution, puis la réapparition abondante du tanin, à l'automne, dans les feuilles, est due, d'une part à l'arrêt de la transpiration de la plante qui ne l'emporte plus vers l'extérieur, et d'autre part à la cessation de l'exode du tanin vers la tige par la fermeture des canaux du liber par les cals et par la couche de liège formée en vue de la chute de la feuille, fermeture d'abord incomplète, amenant en premier lieu un ralentissement dans cette élimination, puis complète entraînant l'arrêt total de cette dernière, d'où accumulation du tanin dans la feuille pendant tout le temps que l'assimilation chlorophyllienne conservera son activité. La chute de la feuille intervenant ensuite entraînera avec elle une certaine quantité de tanin. Que devient celui-ci ? Il est peu à peu dissout par les pluies et devrait, semble-t-il, être entraîné dans le sol. Or, on ne l'y retrouve pas. Des analyses effectuées dans de l'humus ou du compost de feuilles n'en a pu révéler la moindre trace; on se trouve en présence d'un pigment brun noir, mais qui ne répond plus aux réactions caractéristiques de ce corps. Il est probable qu'il disparaît au cours des fermentations réalisées pendant la transformation des feuilles en humus. Lorsque à l'automne les feuilles tombent dans une mare ou dans un étang, ceux-ci voient leurs eaux se colorer intensément en noir, la coloration persiste un à deux mois; entraînant souvent, sous les eaux stagnantes, la mort des animaux qui y vivent, puis les eaux redeviennent petit à petit lim-

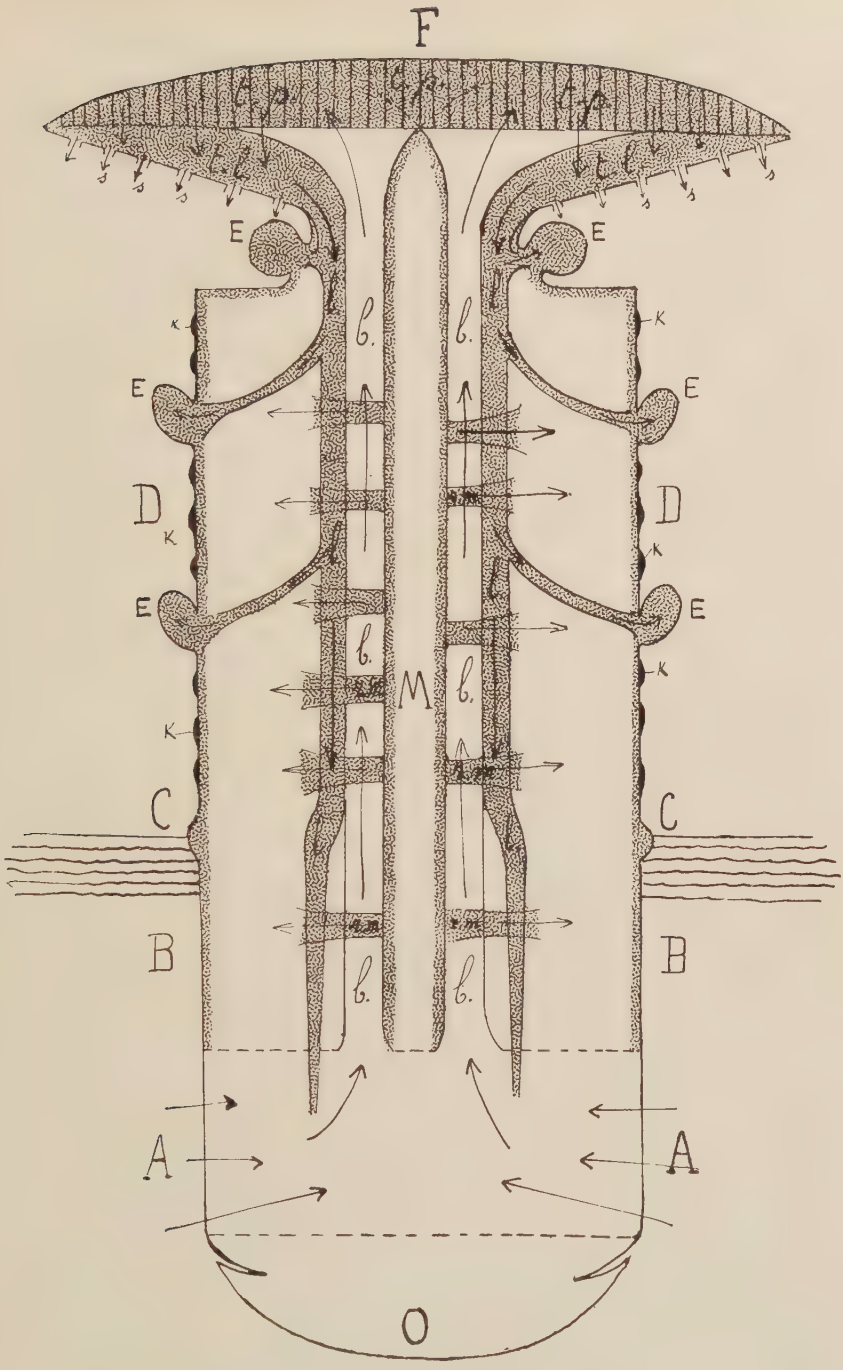


Fig. 16. — Schéma de la plante montrant la distribution du tanin dans les différents organes : A région absorbante de la racine où le mouvement d'absorption est en pleine activité; B région de la racine qui n'a plus qu'un rôle de fixation et de transport de la sève; C partie correspondant au collet; D tige; E bourgeons floraux ou végétatifs et régions méristémateuses; F système foliaire; *t. p.* tissu palissadique; *t. l.* tissu lacuneux; *s* stomates; *k* lenticelles; *b* vaisseaux du bois; *l* vaisseaux du liber; M moëlle; *rm* rayons médullaires; O région de la coiffe.

pides. Nul doute que cette coloration ne soit due au tanin contenu dans les feuilles. Que devient-il par la suite, on l'ignore. Notons encore que par leur accumulation dans les tiges et les racines, les tanins combinés contribuent au renforcement des organes intéressés par une sorte de minéralisation.

Si bien qu'on peut, en se reportant au schéma ci-contre, expliquer la répartition du tanin de la façon suivante :

Pour plus de facilité et d'après le schéma de la plante par Eberhardt, nous diviserons celle-ci en plusieurs parties, A, B, C, D, E, F :

A = région absorbante de la racine où le mouvement d'absorption est en pleine activité.

B = région de la racine qui n'a plus qu'un rôle de fixation et de transport de la sève ascendante.

C = partie correspondant au collet.

D = tige.

E = bourgeons floraux ou végétatifs et régions méristémateuses.

F = système foliaire.

C'est dans le système foliaire F que se forme la majeure partie du tanin, puisque son origine est en relation avec l'assimilation chlorophyllienne. Une partie est entraînée par la transpiration, une autre partie passe avec la sève élaborée dans le grand courant libérien et va se distribuer dans tous les organes de la plante. Dans la tige D et les racines âgées B il est soumis, par sa solubilité dans l'eau, au courant d'imbibition allant de l'intérieur vers l'extérieur, courant qui l'entraîne à travers les rayons médullaires et l'écorce vers l'épiderme. Il s'y localise, ainsi que dans les tissus sous-épidermiques, après s'être, chemin faisant, associé à certains éléments qui modifient ou annulent sa solubilité et forme aux différents organes une véritable cuirasse contre les attaques des organismes inférieurs, animaux ou végétaux, voire même contre l'appétit de certains animaux supérieurs, tout en renforçant en quelque sorte l'ensemble du squelette végétal.

Mais dans son transport à travers les différents organes de celui-ci, nous le voyons plus spécialement dirigé et s'accumuler dans les bourgeons E, soit végétatifs, soit floraux, où

sa présence, si elle est normalement en rapport avec le besoin de protection réclamé par ces organes délicats où se trouvent en majorité des tissus méristématiques, pourrait également correspondre, du moins en partie, à des réserves destinées à un emploi ultérieur. En effet, si le tanin se localise abondamment dans les écailles protégeant les bourgeons et ce, principalement dans l'épiderme en contact avec l'atmosphère sous forme de tanins combinés, il emplit aussi tous les tissus du mésophylle et des méristèmes sous forme d'une solution pâle qui les baigne entièrement. Et c'est la raison pour laquelle on le retrouverait également sous les deux formes, dans les organes floraux, en particulier dans les fruits. Dans les graines, enfin, il ne se révèle plus que sous la forme de tanin combiné limité aux téguments et principalement le tégument externe, où seul alors se manifeste son rôle de protection. Dans la tige D, au fur et à mesure du développement en épaisseur du cylindre central, les rayons médullaires s'écrasent peu à peu, la moëlle tend à disparaître, ses cellules centrales meurent, se vidant par conséquent de leur contenu, seules restent vivantes les cellules de la périphérie où se localise le tanin combiné en glomérules avec les apports du contenu des vaisseaux primaires, déchets qui persisteront généralement pendant toute la durée du végétal. Il en est de même pour les glomérules qui s'accumulent dans les rayons médullaires et pour lesquels, au fur et à mesure de la différenciation des tissus, le sclérenchyme formant une barrière à travers les membranes de laquelle le courant centrifuge ne circulant plus qu'au ralenti ne peut plus transporter que le tanin dissout, c'est-à-dire une très petite quantité, puisque les glomérules de tanin combiné qui se sont formés dans les rayons médullaires sont généralement insolubles.

Dans le cas de tiges âgées, dans l'écorce desquelles se sont formées des couches de liège, on constate le défaut absolu du tanin dans les cellules subéreuses, sa présence dans les cellules du phelloderme, sous forme de tanin libre, avec parfois quelques glomérules, et son accumulation sous forme de tanins combinés dans les assises sous-épidermiques contre lesquelles il vient s'accumuler. De même, sa présence est nettement marquée dans les cellules parenchymateuses sous-jacen-

tes aux cellules subéreuses des lenticelles, ainsi que dans celles qui entourent la chambre sous-stomatique.

Dans la racine, deux régions :

1° La région A inférieure ou région absorbante, dans laquelle ne se manifeste que l'absorption nutritive et une force osmotique telle qu'elle ne permet pas le dépôt du tanin contenu dans les capillaires libériens et qui aurait échappé à la dissolution par le courant centrifuge à travers la tige et les racines âgées;

2° La région B, située au-dessus de A jusqu'au collet, région dans lesquelles les racines ne sont plus des organes d'absorption, mais de simples organes de fixation de la plante et de conduction de la sève et qui se comportent comme les tiges.

Dans la région qui couronne l'appareil radiculaire, au collet C, dépôt généralement très marqué de tanins combinés, déchets jouant, dans cette région soumise à l'attaque des parasites nombreux, animaux et végétaux, son sôle indiscutable de bouclier protecteur.

En résumé, nous trouvons dans le végétal deux sortes de tanins : *a*) Du tanin à l'état libre, sous forme de solution; *b*) Du tanin combiné avec différents sels amenés par la sève brute et qui se présente sous forme de concrétions plus ou moins foncées et plus ou moins solubles.

Jamais on ne rencontre le tanin dans l'intérieur des cellules des tissus morts, le tanin ne se rencontre que dans les cellules des tissus vivants.

Le tanin libre, soluble dans l'eau, est en grande partie entraîné hors de la plante, ainsi que la partie soluble des tanins combinés, par l'eau de transpiration et l'eau d'évaporation, il est de plus dissous et lavé sur les parties externes du végétal, feuilles ou tiges, par les eaux de pluie (stomates et lenticelles).

Les tanins combinés, peu solubles en général, se localisent dans les cellules parenchymateuses où ils se sont amassés dès le mésophylle et d'où ils sont partiellement entraînés par le courant libérien; leur partie soluble est drainée de cellule en cellule vers les parties sous-imbibées des parenchymes, en particulier du parenchyme cortical, par le courant centrifuge

qui s'effectue de la moëlle vers l'écorce en empruntant les rayons médullaires.

Dans le cas des blessures, la sève élaborée arrivant par les canaux libériens, se répand sur toute la surface mise à nu, les tanins combinés abandonnant sur celle-ci leur partie soluble par évaporation, se déposent sur cette surface qu'ils minéralisent en quelque sorte, présentant toujours une couleur brun foncé témoignant d'une oxydation marquée et constituant ainsi un épais bouclier protecteur à l'abri duquel s'effectuera la division cellulaire cicatricielle.

La constatation de l'abondance du tanin libre dans tous les tissus en formation : bourrelets de cicatrisation, méristèmes, cécidies, fruits, etc..., autorise à penser que ce tanin libre peut avoir un rôle à jouer dans la division cellulaire.

Et finalement nos observations nous ramènent aux conclusions énoncées jadis par Schell et par Charbonnel-Salle : *Les tanins sont à la fois des éléments résiduels et des éléments actifs.*

EXPLICATION DE LA PLANCHE

1. — Fragment d'un bourgeon d'*Hortensia* mettant en relief la distribution du tanin principalement massé vers la partie extérieure des feuilles.

2. — Sommet d'un bourgeon de *Staphylea* montrant l'épaisse série de couches cellulaires garnies de tanin en vue de la protection des organes internes.

3. — Moitié de la base d'un bourgeon d'*Evonymus* mettant en évidence l'accumulation du tanin dans les tissus méristématiques du bourgeon et sa répartition dans les écailles et les feuilles de celui-ci.

4. — Portion supérieure (face tournée vers la surface du sol) d'un rhizome de *Petasites*, dans laquelle on voit la migration du tanin à travers l'écorce, vers l'épiderme et les couches sous-épidermiques.

5. — Tige jeune de *Populus*; le tanin très abondant encore dans la moëlle se concentre dans la région périmédullaire d'où, à travers les rayons médullaires, il gagne l'écorce.

6. — Tige plus âgée du même, l'exode de la moëlle vers l'écorce s'est accentué, le tanin est moins abondant dans les cellules de la moëlle, la zone périmédullaire est moins importante, les vaisseaux du bois ne contiennent pas trace de tanin qui emplit au contraire les rayons médullaires et le liber.

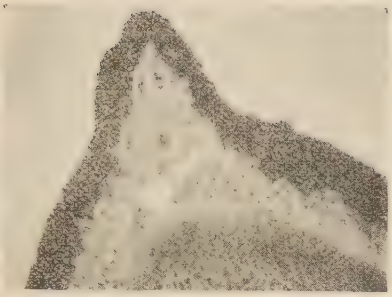
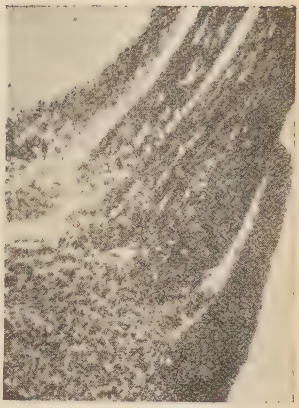
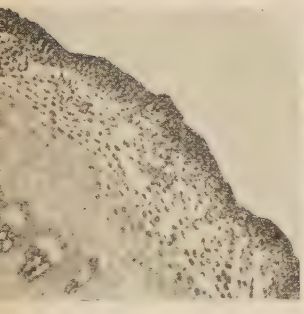
7. — Nervure médiane d'une feuille jeune de *Prunus Lauro-Cerasus* montrant l'arrivée du tanin par le mésophylle et sa répartition dans tous les tissus parenchymateux.

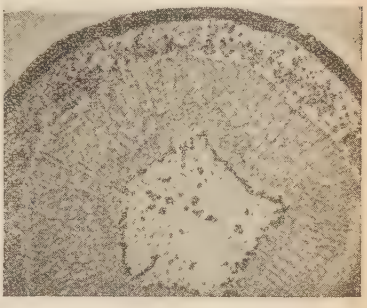
8. — Nervure médiane d'une feuille plus âgée de la même espèce permettant de suivre la marche du tanin de la face supérieure vers la face inférieure à travers les rayons médullaires.

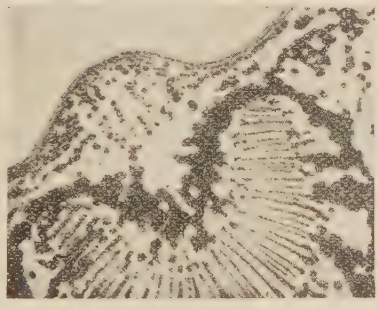
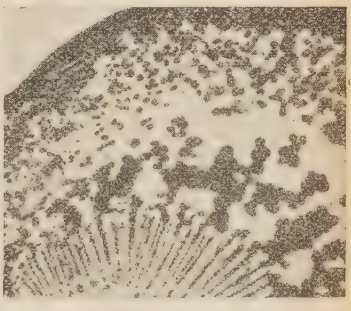
9. — Pétiole de la même espèce, on y voit nettement le chemin parcouru par le tanin à travers les rayons médullaires qui s'épanouissent entre les paquets de sclérenchyme; le tanin contourne ceux-ci, les entoure et se répand de là à travers l'écorce pour s'accumuler finalement dans les assises sous-épidermiques et l'épiderme.

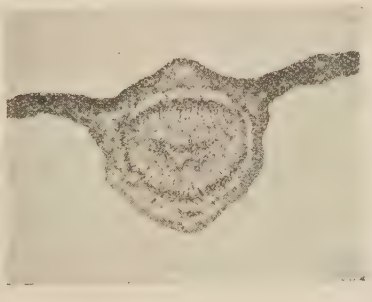
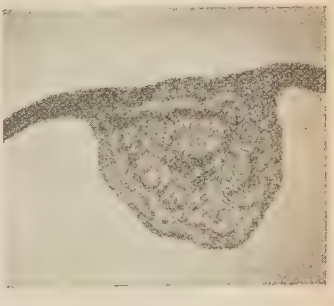
10, 11, 12. — Trois coupes du limbe et de la nervure médiane de feuilles de *Fagus;* à gauche, feuille du premier printemps; au centre, feuille d'été et, à droite, feuille d'automne, qui mettent en relief l'abondance beaucoup plus marquée du tanin dans la première et la troisième que dans la seconde.

Nota. — *Lire la planche de gauche à droite et de haut en bas.*



INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1812. — Vauquelin. — Expériences sur les différentes parties du marronnier d'Inde. — Ann. chim., 82, 309.

1825. — Havard. — Proceedings of the U. S. Nat.-Museum.

1834. — Dierbach. — Bermerkung über die officinellen Früchte der Eichen. — Ann. Chem. Pharm., 12, 85.

1834. — Payen. — Versuche die Virkung des Gerbstoffs und mehre anderer Agentien auf die Wurzeln der Pflanzen betreffend. — Journ. Prakt. Chem., 2, 321.

1839. — Gaignage. — Note. — C. R. Ac. Sc., Paris, 9, 119.

1851. — Bock. — Analyse der Wurzel von *Filix mas* und *F. femina*. — Arch. d. Pharm. (2), 65, 257.

1852. — Strecker. — Ueber die Constitution der Gerbsaüre. — Jahresb. Chem., 477.

1857. — Karsten (H.). — Ueber das Vorkommen der Gerbsaüre in den Pflanzen. — Jahresb. Chem., 513.

1858. — Morren (Ed.). — Dissert. inaug. sur les feuilles vertes et colorées. — Gand.

1858. — Rochleder. — Sitzungsber d. Math. Naturw. k. d. Kais. — Akad. Wien, 33, 365.

1860. — Schonbein. — Journ. Prakt. Chem., 81, p. 11.

1860. — Buignet. — Recherches sur la matière sucrée contenue dans les fruits acides, son origine, sa nature et ses transformations. — C. R. Ac. Sc. Paris, 51, 894.

1861. — Schleiden. — Grundzüge der Wirsenschaftliche Botanick, 141.

1861. — Hartig. — Traité à l'usage des forestiers T. I, p. 269.

1862. — Wigand. — Beobachtungen und Betrachtungen über die Physiologische Bedeutung des gerbstoffes und den Pflanzenfarben. — Bot. Zeit., p. 121.

1862. — Sachs. — Zur Keimungsgeschichte der Dattel. — Bot. Zeit., 1862, p. 241.

1863. — Sanio. — Einige Bemerkungen über den Gerbstoffund seine Verbreitung bei den Holzpflanzen. — Bot Zeit., 1863, p. 17.

1863. — De Bary. — Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. — Liepzig, 1863.

1865. — Hartig. — Das Gerbmehl. — Bot. Zeit., 153 et 237.

1865. — Trécul. — Du tanin dans les Rosacées. — C. R., t. 60, p. 1035.

1866. — Rochleder. — Sitzunsber d. Math. Naturw. k. d. Kais. — Akad. Wien, 55, p. 819.

1866. — Dietrich. — Kastaniengerbsaüre. — Jahresb. Chem., 1866, p. 706.

1866. — Sachs. — Physiologie végétale (trad. Michelin, p. 388).

1867. — Rochleder. — Sitzungsber d. Math. Naturw. k. d. Kais. — Akad. Wien., 100, 346.

1867. — Hlavitz. — Die Beziehungen zwischen Gerbsaüren, Glucosiden, Phlobaphenen und Harzen. — Jahresber. Chem., 1867, 754.

1867. — Guilbourt. — Journal de pharmacie, p. 27.

1868. — Trécul. — De la gomme et du tanin dans le *Conocephalus naucleiflorus*. — C. R. Ac. S., 66, 575.

1869. — Trécul. — Des vaisseaux et du tanin dans quelques fougères. — Ann. sc. nat., Sér. V, Botan., 12, 373.

1869. — Hartig. — Sur le tanin du Chêne. — Stuttgart.

1871. — Vogl. — Ueber die Kinde von *Morus tinctoria*. — Zeitschr. Oesterr. — Apoth. ver., 9, 750.

1871. — Von Schroder. — Ueber den gerbstoff der Birke und Buche Landwirtsch. — Versuchstat, 14, 146.

1873. — Paul Bert. — La pression barométrique, p. 919, 920, 925.

1874. — Schell. — Physiologische. — Rolle der gerbsaüre. — Kasan, 1874.

1875. — Dulk. — Gerbstoffe der Birke und Buche. — Landwirtsch-Versuchstat, 18, 192.

1876. — Voelker, R. — On analysis of Raiz del Indio. — Amer. Journ. Pharm., 49.

1876. — Oser. — Ueber die gerbsaüre der Eiche. Jahresber. Chem., 903.

1876. — Corewinder. — Ann. agronomiques, t. II, p. 429.

1878. — Hartig. — Anatomie et physiologie des plantes ligneuses, p. 179.

1878. — Rauwenhoff. — Sur les causes des formes anormales des plantes qui croissent à l'obscurité. — Ann. del. Sc. naturelles, V. 1878.

1878. — Hampel. — Gerbstoffuntersuchungen Centralbl. f. d. ges. Forstwesen, 298.

1878. — Eitner. — Erlenrinde als gerbmaterial. Der Gerber, 85 et 124.

1880. — Macagno. — Sur la production du tanin dans les feuilles de sumac. — C. R. Sc., 1880.

1880. — Steltzer. — On chestnut leaves. — Amer. Journ. Pharm., 52, 292.

1880. — Schiff. — Ueber Digallussaüre. — Berl. Ber., 454.

1880. — Nageli. — Ernæhrungschemismus der niederen Pilze. — München, Akad. Ber., 339.

1881. — Charbonnel-Salle. — Rôle physiologique du tanin chez les végétaux. — Thèse Masson, 1881.

1881. — La Lucca. — Kastaniengerbsaüre Ber. d. deutsch. — Chem. ges., 14, p. 2251.

1882. — Darwin, C. — The action of carbonate of ammonia on the roots of certain plants. — Journ. Linn. Soc., 19, 239.

1882. — Ricciardi. — C. R., t. XCV, p. 295, 1882.

1883. — Warming. — Beobachtung über pflanzen mit überwinterndentaubblættern. — Bot. Centralbl., 16, 350.

1883. — Pick. — Bot. Central., t. XVI, 1883, p. 281, 314, 343, 375.

1884. — Kraus. — Die Rolle der Gerbstoffe im Stoffwechsel der Pflanze Natur. ges. Halle.

1884. — Nass. — Ueber den Gerbstoff der *Castanea vesca.* — Diss. — Dorpat, 1884.

1885. — De Vries. — Plasmolitische Studien ueber die Wand der vacuolen. — Opera e periodicis collata, p. 321.

1886. — Maisch. — *Rumex hymenosepalus.* — Archiv. der. Pharm., Zeitschr. d. deutsch-Apoth., p. 576.

1886. — Pfeffer, W. — Ueber Aufnahme von Anilen farben in lebenden Zellen. — Untersuch. Bot. Inst. Tubingen, 177, 332.

1887. — Westermaier. — Berl. Acad. Ber., 127.

1887. — Wittmack. — *Rumex hymenosepalus.* — Verhandt. bot. Ver. Brandenburg, 28, p. 8.

1887-88. — Stillhouse, W. — Some investigations into the functions of tannin in the vegetable Kingdon. — Midland Naturalist., nov.-feb.

1888. — Moller. — Anatomische Untersuchungen über das Vorkommen von Gerbsaüre. — Ber. bot. ges., 6.

1888. — Schulz. — Ueber Resevestoffe in immergrunen Blættern unter besonderer Berücksichtigung des Gerbstoffes. — Flora, 18, 223 et 248.

1889. — Busgen. — Beobachtüngen über das Verhalten von Gerbstoffen in Pflanzen. — Iena.

1889. — Procter. — Tannins its solubilities. — Pharmaceutical Journal and Transactions, p. 351.

1889. — Kraus. — Grundlinien zu einer Physiologie des Gerbstoffs. — Liepzig.

1889. — Richardson. — Amer. Journ. Pharm., p. 264, 395.

1889. — Paterno. — Gazz. chim. ital., 1889.

1889. — Eitner. — Eicheln als Gerbmaterial. — Der Gerber, 25.

1889. — Paterno. — Ueber das Verhalten der Colloïdsubstanzen gegen das Raoultsche Gesetz. — Zeitschr. Physik Chem., t. IV, p. 457.

1889. — Klerker. — Tannin in plants. — Pharm. Journ., 90, 65.

1889. — Maquenne. — Sur un nouveau sucre à noyau aromatique. — C. R. A. Sc. Paris, 109, 812.

1890. — Aschoff. — Phaseolus ohne Gerbstoff-Landwirthsch. — Jahrbüch, 19, 127.

1890. — Broemer. — Lestamioides. — Toulouse, 1890.

1890. — Waage. — Ueber das Vorkommen und die Rolle des Phloroglucius in der Pflanze. — Ber d. d. bot. Gesell., 8, 250-292.

1891. — Chatin. — Contribution à la biologie des plantes parasites. — C. R. Ac. Sc. Paris, 112, 599.

1891. — Moore. — Journ. Linn. Soc. Lond. bot., 27, 527.

1892. — Crate. — Gedanken über die Assimilation und die damit verbundene Sauerstoff ausscheidunz. — Ber. d. d. Bot. Ges., 10, 250-256.

1892. — Glau. — Ueber den Farbstoff der schwarzen Malve. — 1892.

1892. — Gauthier. — C. R. A. S., t. 114, p. 623, Paris, 1892.

1892. — Baccarini. — Contributo alla conoscenza dell'apparecchia albuminoso tannico delle Leguminose. — Malpighia, 6, 1, 99.

1892. — Mesnard. — C. R. 21 nov. 1892, Paris, p. 892.

1893. — Trimble and Peacock. — The preparation of the oak tannin with special reference to the use of aceton as a solvant. — Journ. of the chemical American Society, 15, p. 344-347.

1893. — Trimble. — Canaigre. Tannin Am. Journ. Pharm., 1893, 1897, 1899.

1893. — Eitner. — Ueber Canaigre der Gerber, p. 135, 149, 150, 232, 156.

1893. — Lindet. — Le cidre, p. 150, 1893.

1893. — Lack. — Eichelm. — Deutch. Gerberzeit, 9, 1893.

1893. — Mielke. — Ueber die Stellung der Gerbsaüren im Stoffwechsel der pflanzen. — Hambourg.

1893. — Mer. — Recherches sur la maladie des branches de sapin causée par le *Phoma abietina*. — Journ. de Bot., t. VIII, p. 364.

1893. — Collingwood. — *Rumex hymenosepalus*. — Arizona. Agric. Exp. Stat. Bull. 7.

1894. — Trimble, H. — The tannins. — 2 vol. Philadephia, 1892-94.

1894. — Meyer, H. — Tanningen. — Deutsch. Med. Zeit., n° 31.

1894. — Heix. — Berlin, IX, 478.

1894. — Blount. — Canaigre. N. Mex-Agric. Exp. Stat. Bull. 14, p. 37.

1894. — Lindet. — Recherches sur le ded. et la mat. de la pomme à cidre. — Rev. agr. 1894, t. XX, p. 5.

1896. — Trimble. — The tannins of some acorns. — Amer. Jour. Pharm., 68, 601.

1896. — Neumann. — Gerbstoff in den Fruchtkœrpern der Polyporeen. Bot. Centr., 45, 254.

1896. — Trimble and Bastin. — A contribution to the knowledge of some North. American Coniferae. — Jahresber-Chem., 1867, 754.

1897. — Grignon. — Le cidre. — Paris, 1897.

1897. — Walden. — Ueber das optische Verhalten des tannins. — Berl. Ber., 3151.

1897. — Gerber. — Recherches sur la maturation des fruits charnus. — Dis. Paris.

1897. — Bokorny. — Der Gerbstoff in Pflanzenreiche und seine Beziehung zum aktiven Albumin. — Chem. Zeit., 1022.

1898. — Croft-Hill. — Journ. Chem. Soc., 73.

1899. — Czapeck. — Dicranumgerbsaüre. — Flora, 86, 365.

1899. — Overton. — Beobachtungen und Versuche uber das Auftreten von rothem Zellsaft bei Pflanzen. — Jahr. f. wiss. Bot., t. 33, 1899, p. 171.

1899. — Overton, E. — Experimentation of the automn coloring of plants. — La Nature, 26 janvier 1899, p. 296.

1900. — André, G. — Sur les transformations chimiques qui se passent pendant l'éclosion du bourgeon. — C. R. Ac. Sciences Paris, 131, p. 1222.

1900. — Tschirch. — Die Harze und die Hazebehælter. — Liepzig.

1901. — Charabot et Hébert. — Recherches sur le mécanisme de l'éthérification chez les plantes. — Bull. Soc. Pharm., 3, 356, 364.

1901. — Woods, Albert. — Popular science news. octobre 1901.

1902. — André, G. — Sur les phénomènes de migration chez les plantes ligneuses. — C. R. Ac. Sc. Paris, 134, p. 1517.

1902. — Goppelsroder. — Ber. Chem. ges., 20, p. 604.

1902. — Hammerle. — Auftreten von Gerbstoff. — Starke und Zucker bei *Acer pseudo-platanus* im ersten Jahre Ber. Bot. Ges., 19, 538.

1903. — Gounermann. — Homogentisinsaüre. — Ber. Bot. Ges., 21, 89.

1903. — Goris, A. — Recherches microchimiques sur quelques glucosides et quelques tanins végétaux. — Paris.

1903. — Straber, Miss. — Notes on the Anatomy of *Sesban macrocarpa*. — Bull. Tor. Club., 36, 625-633.

1904. — Hare. — Canaigre. — N. Mex. Agric. Exp. Stat. Bull 49, p. 1.

1905. — Levi and Wilmer. — Hide and leather.

1906. — Drable and Nierenstein. — On the role of phenols tannic acids and oxybenzoïc acids in cork formation. Biochem. Journ., 96, 102.

1906. — Gschwendner. — Beitraege zur gerbstoffrage. — Diss. — Erlangen.

1906. — Loew, O. — Die chemische Energie der lebenden Zellen. Stuttgart.

1906. — Grafe. — Studien ueber das Anthokyan. — Sitzungsber. — d. kaiserl. — Akad. der Wiss. in wien Bd. CXV.

1907. — Raverma et Peli. — L'acido cianidrico e l'assimilazione dell' azoto nell plante verdi. — Gazz.-chim. ital., 37, 586-600.

1907. — Mirande. — Sur l'origine de l'anthocyanine déduite de l'observation de quelques insectes parasites des feuilles. — C. R. A. S., t. 145, 1907, p. 1300, Paris.

1907. — Wislienus. — Bewertung von Gerbmaterialen. — Chem. Centralbl., I, 848.

1907. — Meillère. — C. R. Soc. biolog., 18 oct. 1907.

1908. — Laborde. — Sur l'origine de la matière colorante des raisins rouges et autres organes végétaux. — C. R. A. S., t. 146, p. 1411, Paris, 1908.

Sur les transformations de la matière chromogène des raisins pendant la maturation. — C. R. A. S., t. 147, p. 753.

Sur le mécanisme physiologique de la coloration des raisins rouges et de la coloration automnale des feuilles. — C. R. A. S., t. 147, p. 993.

1908. — Euler. — Grundlagen und Ergebnisse der Pflanzenchemie. — Braunschweig, 1908.

1909. — Grafe. — Akad der Wiss. in Wien Bd. XVIII.

1909. — Miss Wheldale. — The colours and pigments of flowers, with special reference to genetics. — Proc. of the royal Society B. vol. 81, 1909.

1909. — Ciamician et Raverna. — Su la formazione dei glucosidi per mezzo della piante. — Rendic d. r. Acca. dei Lincei 18, 419-422.

1909. — Treub. — Nouvelles recherches sur le rôle de l'acide cyanhydrique dans les plantes vertes. — Amer. Gard. Bot. Buitenzorg, 8.

1909. — Goodlatte, A. — Notes of the anatomy of *Parosela spinosa* Hell. — Bull. Torrer club, 36, 573-582.

1909. — Haberlandt. — Physiologische Pflanzenanatomie, 477, 1909.

1910. — Van Wisselingh. — On the tests for tanning in the living plant and on the physiological significance of tannin. — Proc. K. Akad. Wetensch. Amst., 265, 705.

1910. — Llyod, F. — Development and nutrition in the enbryo seed and carpel in the date *Phoenix dactylifera*. — Ann. Rep. Mo. Bot. Gard., 103, 164.

1910. — Wislienus. — Zeit. f. chem. und Ind. Koll. 6, 1910.

1910. — Servettaz. — Monographie des Eléagnacées, d'après R. S., 1910, t. I, p. 791.

1910. — Combes, R. — Du rôle de l'oxygène dans la formation et la destruction des pigments rouges anthocyaniques. — C. R., 9 mai 1910.

1911. — Combes, R. — Recherches sur la formation des pigments anthocyaniques. — C. R. 6 fév. 1911, p. 886.

1911. — Bokorny et Loew. — Actives Eiweiss und Tannin in Pflanzenzellen Flora, 113.

1911. — Mell. — Quebracho wood and its substituts. — U. S. dep. Agric. Forest Service. Circular 202.

1911. — Czapeck, F. — Ueber eine Methode zur direckten Bestimmung der oberflaechenspannung der Plasmahaut von Pflanzenzellen. — Iena.

1911. — Paniker et Stiasny. — Amer. Jour. Chem. Soc., 99, 1819.

1911. — Wehmer. — Die Pflanzenstoffe. — Jena, 1911.

1912. — Lloyd, F. — The association of tannin with an emulsion colloid in the acorn (*Q. laurifolia* M.) Johns. Hopkins Univ. Circ. feb. 1912.

1912. — Fischer et Freudenberg. — Ber., 45, 919.

1912. — Richter. — Lauted Verstat, 1910, Bd. 73, p. 457, d'après R. S. 1912, t. 11, p. 626.

1913. — Van Wisselingh. — Over intravitalenerslagen. — Verslagen Kon. Acad. von Wetensch, 1913.

1913. — Ambron. — Koll. Zeit., vol. 13, p. 200.

1913. — Clark, E. — Notes on the chemical nature of the « tannin masses » in the fruit of the persimmon. — Biochem. Bull. 2, 412-418.

1913. — Dekker, J. — Die Gergstoffe. — Berlin.

1913. — Molliard. — Recherches physiologiques sur les galles. — Rev. gen. Bot., t. 25.

1913. — Guillermond, A. — Nouvelles recherches cytologiques sur la formation des pigments anthocyaniques. — C. R. 24 fev. 1913, p. 1000.

1913. — Combes, R. — Passage d'un pigment anthocyanique des feuilles rouges d'automne au pigment jaune contenu dans les feuilles vertes de la même plante. — C. R. 22 déc. 1915, p. 1454.

1914. — Gordon. — Journ. Phys. Chem., 18, 1914.

1914. — Goris. — Localisation et rôle des alcaloïdes et des glucosides chez les végétaux. — Paris 1914.

1914. — André. — C. R. du 25 mai 1914, p. 1517.

1914. — Rose, E. — Etudes des échanges gazeux et de la variation des sucres et glucosides au cours de la formation des pigments. Anthocyane dans les fleurs de *Cobæa scandens*. — C. R. 30 mai 1914, p. 955.

1915. — Lubimenko, V. — Nouvelles sur les pigments chromoleucites. — C. R. di 1er fév. 1915, p. 277.

1915. — Guillermond, A. — Sur l'origine des pigments anthocy. — C. R., 8 fév. 1915, p. 567.

1916. — Llyod. — Chem. News., 51, p. 51.

1916. — Atkins, G. — Some recent researches in plant physiology, p. 230. — London, 1916.

1916. — Piedallu, H. — C. R. 13 nov. 1916.

1918. — Nicolas, G. — Anthocyane et échanges gazeux respirat. des feuilles. — C. R. 16 juillet 1918, p. 130.

1918. — Fischer et Bergmann. — Ber. 51, 302 et 1791.

1918. — Combes, R. — Recherches biochimiques expérimentales sur le rôle physiologique des glucosides chez les végétaux. — Rev. gén. de Bot., t. 29 et 30.

1918. — Michel Durand. — Variations des substances hydrocarbonées dans les feuilles. — Rev. gén. de bot., t. 30 et 31.

1919. — De Dominicis. — Staz. — Sperim Agra. Ital. Vol. LII, 305-331.

1919. — Griebel et Schaffer. — Zur Zusammensetzung der Inklusen, gleizeritig ein Beintrag zur kenntniss der Vorgange beim Teigigwerden der Früchte Zeitschr.-Untersuch.-Nahr. — In Genussm, 37, 97, 111.

1919. — Eberhardt et Aufrey. — Contribution à l'étude du thé en Indo-Chine. — Imprimerie d'Extrême-Orient, 1919.

1920. — Melle. — California. — Cark Sak, 1920.

1920. — P. Dangeard fils. — C. R. 1920, p. 1016.

1920. — Freudenberg et Fick. — Ber. 53, 1728.

1921. — Freudenberg und Walpuski. — Edel-kastaniengerbstoff (*Castanea vesca*). — Ber. d. deutsch-chimges, 54, 108.

1921. — Politis, M. — C. R. du 11 juillet 1921; C. R. du 4 avril 1921, p. 870-875; C. R. du 22 août 1921, p. 421.

1921. — P. Dangeard fils. — C. R. 18 avril 1921, p. 995.

1921. — Kohler, D. — Variations des acides organiques au cours de la pigmentation anthocyanique. — C. R. 14 mars 1921, p. 704.

1921. — Jonesco, St. — Contribution à l'étude du rôle physiologique des anthocyanes : C. R. 23 mai 1921, p. 1311; C. R. 18 juillet 1921; C. R. 7 novembre 1921, p. 850; C. R. 21 novembre 1921, p. 1006.

1921. — Kozlowski. — C. R. 7 nov. 1921, p. 855.

1922. — Lloyd, F. — The mode of occurence of tannin in the living cell. — Jour. Amer. Leath-Chem. Assoc.

1922. — Wilson, A. and Kern. — Ind. Eng. Chem., 14, p. 1128.

1922. — Freudenberg. — Nachweiss Isolierung, Abbau und Aufbau. — Studien auf dem Gebiete der Gerbstoffe Abderhalden 491, 439, 544.

1922. — R. Combes et D. Kohler. — C. R. 1922, p. 406.

1922. — R. Combes. — C. R. 23 janvier 1922, p. 240.

1922. — Jonesco. — C. R. 9 oct. 1922, p. 592.

1923. — Thomas, W. and Fireden. — Ind. Eng. Chem., 1923.

1923. — Morren et Dufraisse. — Sur l'autoxydation : essai sur le mécanisme de l'action antioxygène. — C. R. A. S., Paris, 176, p. 624.

1924. — Picard, F. — C. R. Ac. Sc., Paris, 179, p. 480.

1924. — Navassart. — Koll. Beich., vol. 5, p. 299.

1924. — Michel Durand. — De l'état des tanins dans la cellule végétale. — C. R. Acad. Sc. Paris, 178, p. 586.

1925. — Michel Durand. — Influence de la lumière sur la formation des tanins. — C. R. Ac. Sc. Paris, 181, p. 1171.

1927. — Combes, R. — Emigration des substances azotées des feuilles vers les tiges et les racines des arbres au cours du jaunissement automnal. — Rev. gén. bot., t. 38.

1927. — Combes, R. — La substance azotée chez une plante ligneuse au cours d'une année de végétation. — C. R. A. S. Paris, 184, p. 533.

1927. — Lutz. — Sur les ferments secrétés par les champignons hyménomycètes. — Le tanin comme antioxygène. — C. R., t. 184, p. 1493.

1928. — Jonesco, St. — La formation des pigments anthocyaniques. — Cultura nationala. — Bucuresti, 1928.

1928-30. — Michel Durand. — Recherches physiologiques sur les composés tanniques. — Rev. gén. bot., n°s 480 à 495.

1932. — Michel Durand. — Origine protidique ou glucosique des tanins. — Revue générale de botanique, t. 44, n° 521, mai 1932.

1933-34. — Guillermond, A. — Recherches cytologiques sur les pigments anthocyaniques et les composés oxyflavoniques. — Rev. gen. bot., n°s 533 à 542, mai 1933 à février 1934, t. 45 et 46.

1934. — Haumann, L. — Recherches sur l'ascension de la sève. — Bruxelles, 1934.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

Importance des moyens de dissémination pour la Sociologie et la Géographie végétale.

VU ET APPROUVÉ :

Besançon, le 22 Juin 1936.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

TOURNEUX.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Besançon, le 1er Juillet 1936.

Le Recteur de l'Académie de Besançon,
Président du Conseil de l'Université,

PARISELLE.

Imp. Coop. "La Solidarité" - Besançon